生物海洋学导论

[加]CAROL M. LALLI & TIMOTHY R. PARSONS

C. M. 莱莉　T. R. 帕森斯　著
张志南　周　红等译

青岛海洋大学出版社
·青岛·

内 容 简 介

本书共分 9 章：导言；非生物环境；浮游植物和初级生产；浮游动物；能流和矿物循环；游泳生物和渔业海洋学；底栖生物；底栖生物群落；人类对海洋生物区系的影响。

本书是 1997 年版本的中译本，与 1993 年的第一版相比，不仅增加了新的一章（第 9 章）而且内容进一步充实，几乎概括了 80 年代以来该领域所有的新概念，如粒经谱、生物泵、微生物环、新生产力、实验生物海洋学、生态系建模等。

本书行文简练、图文并茂，适合于生命科学、海洋科学、环境科学及水产科学不同层次的教学、科研、生产管理以及研究生和大学生们的需要。

图书在版编目（CIP）数据

生物海洋学导论/（加拿大）莱莉，（加拿大）帕森斯著；张志南等译。——青岛：青岛海洋大学出版社，2000.8

ISBN 7－81067－043－3

Ⅰ. 生…… Ⅱ. ①莱……②帕……③张…… Ⅲ. 海洋生物学 Ⅳ. **Q**178.53

中国版本图书馆 **CIP** 数据核字（2000）第 25961 号

青岛海洋大学出版社出版发行

青岛市鱼山路 5 号

邮政编码 266003

出版人：李学伦

新华书店经销

日照日报社印刷厂印刷

*

2000 年 12 月第 1 版 2000 年 12 月第 1 次印刷

16 开本（787×1092 毫米）16.5 印张 375 千字

印数 1～1000

定价：27.00 元

序 言

为撰写此书，作者引用了大量的已出版的资料，包括自早期海洋学远征以来积累的资料，同时还基于作者关于海洋生物和生物海洋学研究的第一手资料，包括野外的和陆生的实验室资料。这其中也包括了作者在世界所有大洋（从北极至南极及热带区）的工作积累。1981 年，本书的两位作者首次访问了中华人民共和国，在青岛海洋大学做了长达 1 个月之久的系列讲演，同时也在国家海洋局第二和第三研究所做了专题报告。1983 年，作者赴厦门参加了“中—加”协作项目。名为海洋生态系系统围隔实验（MEEE）的 5 年项目，包括了在海洋局第三研究所的海洋围隔水槽内进行的污染研究。1985 年，作为 MEEE 项目的内容之一，中华人民共和国的 9 名学者访问了加拿大的温哥华，并参加了由 T. R. 帕森斯教授组织的海洋生态系的训练班。1987 年本书作者出席了在北京香山召开的专题研讨会，会上报告了在厦门进行的受控生态系的研究成果。此后，作者一直与中国海洋研究科学家保持着联系，并鼓励在全世界持续开展生物海洋学的研究。《生物海洋学导论》起初作为海洋科学的系列教材之一，用于英国开放大学的教学，目前已被翻译成中文和日文出版。

自撰写此书以来，不断增长的人类活动及带给世界海洋的冲击与日俱增，引人注目。这些过程包括，全球变暖对海洋生态的影响、渔捞过度引起的海洋渔业资源的下降和改变，以及各种类型污染物的排放导致沿岸海洋生态系统的变化。美国国家海洋大气局（NOAA）收集的资料有力地指明，日益增强的埃尔尼诺事件，已引起海洋气候以及陆地天气系统的改变。据预测：持续的全球变暖将导致海洋净生产力的减少，因为水团的稳定性减少了深层营养盐向表层水域的携带。全球性渔业资源的下降，或由于气候变化，或因渔捞过度，或是两者的综合影响所致。其结果是，在一个大面积的海域上出现了种类组成的转移，例如，在过去的 20 年里，白令海的水母数量大增，而鱼类资源下降，有更多的食物可供这类无脊椎动物的捕食所利用。与此同时，捕食鱼类的海洋哺乳类和海鸟的数量在许多海域下降了。顶级捕食性鱼类资源的渔捞过度，也导致对较低营养阶层的捕捞压力的加大。某些鱼贝类资源以及岸鸟种群受到沿岸污染和生境丧失的威胁。这些改变和其他的变化清楚地说明，我们急需扩充和加深对海洋生态学的了解，我们需要发展一批项目来保持海洋生态系统，保持海洋资源。

作者也希望指出，新技术的研制和使用，如 ROVS，潜水器以及深海和热液口的持续调查极大地增加了已知海洋种类的数目。还应当强调，贯穿全书所报告的生物种类数量是基于写作时的现有资料，多数情况下是偏低的数值。

作者愿意表达对青岛海洋大学李冠国教授的真诚谢意，是他促成我们与中国科学家和学生们首次接触。作者也感谢张志南教授带领他的学生将此书翻译成中文，我们十分感激他在完成此书的中文版过程中所做的一切努力和贡献。

C. M. 莱莉，T. R. 帕森斯

译 者 的 话

本书第一作者莱莉教授(Carol, M. Lalli)1967年华盛顿(西雅图)大学获理学博士(动物学),1967～1980年任加拿大McGill大学海洋科学研究中心副教授,1980年至今任加拿大大布列颠哥伦比亚大学生物系荣誉研究员。1997年被聘为加拿大渔业海洋部海洋科学研究中心的荣誉科学家。她长期从事海洋浮游动物的研究,专长于浮游软体动物,也涉及到底栖软体动物。她的研究足迹遍及世界各大洋,共发表专著4部,代表作是《浮游的蜗牛》(与Gillmer合作,1989年,斯坦佛大学出版社)、《生物海洋学导论》(Lalli and Parsons, 1993年第一版,1997年第二版),此外,发表论文30余篇。本书第二作者帕森斯教授(Timothy R. Parsons)是国际著名的海洋生物学家、生物海洋学家,1971年至今任加拿大布列颠哥伦比亚大学海洋系教授、荣誉教授,国际生物海洋学会主席。共发表论文100余篇,著作多部,其中《生物海洋学过程》(1969年第一版,1977年第二版,1983年第三版,1993年再印)在国际上享有盛誉。

本书从生物海洋学的基本概念和原理出发,概括了近几十年来特别是近10余年来有关该领域的最主要的成果,倡导在系统理论原则指导下,注重与实际问题的结合,提出从全球变化的时空尺度把生物海洋学与渔业海洋学密切结合起来,高度重视人类活动对海洋生物系统的影响及生态系统的反馈。这些观点和理论对我国当前开展的与全球变化有关的研究项目(如GLOBEC,JGOFS,LMES,DIVERSITAS等)及跨世纪人才的培养均具有一定的参考价值。本书行文简练,深入浅出,图文并茂,各章节又针对关键原理和概念提出了思考问题,书末附有答案,易于自学。除海洋科学和生命科学专业以外,也适合于其他相关专业如环境科学、水产科学、管理科学等的工作者、研究生和大学生进一步了解海洋,或有志于献身海洋者作为一本入门参考书。

为了尊重原文,本书的章、节标题均保持原书体例。计量单位亦保持原书的计量单位,但考虑到与国际采用的SI单位的协调,文中第一次出现时请注意加注,如:标准大气压(atm),巴(bar)等为废弃单位,改用帕(Pa)或hPa,kPa,1 atm＝101.325 hPa,1 bar＝100 kPa(参考第29页)

本书是在研究生学位课《生物海洋学》的教学过程中翻译的,原书是一本很好的教学参考书,但因译者等的水平有限,对原文的内容及理解上难免有偏颇和错误之处,望请读者赐教。译文的分工如下:张志南第1、第3、第8章,作者序言、附录、问题答案、评述、词汇和绝大部分图、表;周红(香港大学生态学系)第5、第7章;翟雪梅第2章;王诗红第4章;于子山第6章;图立红(首都师范大学)第9章。全文由张志南统校,陈万青复校。

本书的出版得到青岛海洋大学教材出版基金的资助。本书的准备翻译和出版过程中也得到国家自然科学基金(497901001;39330145)和教育部高等学校博士学科专项科研基金项目(97042306)的资助。

本 书 概 要

本书是英国开放大学海洋系列丛书的补充卷。如同其他的教科书，拟用于自学，或作为开放大学学生三年级课程海洋学(S330)的一部分。海洋科学整体说来是一门多学科的科学。然而，不同的方面自然地归属于主要传统学科的一个或另一个分支。因此，读者若有一些生物学的知识背景，你就会从该书领略大部分内容。开放大学系列丛书其他各卷，分属于物理学、地质学或化学各分支学科。

第一章作为序言，首先描述了影响海洋生命的特殊环境，并与陆地的生命做一比较。介绍了用以定义海洋环境和海洋生命的主要划分，对生物海洋学研究至关重要的基本生态学术语和概念给予了评述。最后一节概述了该学科发展的历史。

第二章讨论了海洋的某些物理和化学特征，包括光、温度、盐度、密度和压力。所有这些因子对海洋生命的生存环境影响很大。讲述了主要海流的图型，因为它们能传播许多海洋生物以及溶解的气体和其他化学物质，因此它们影响到特定海域内物种的分布和种群的大小。

第三章介绍了各种类型的浮游植物，描述了这些随波逐流的植物，如何通过光合作用过程制造富含能量的有机化合物。植物需要太阳辐射能，详细讨论了随水深的增加而带来的光衰减的效应。在大洋有光的表层水，必需营养盐如硝酸盐和磷酸盐的含量相对要低，探讨了营养盐浓度的改变对植物生长产生的后果。利用简单的数学表达式来描述植物生长和光强或营养盐和深度之间的关系。最后，介绍了水流的垂直运动给生物生产力造成的地理性差异。

第四章描述了主要的浮游动物类型，它们的生活史图型及其摄食机制。这些动物的垂直分布与深度不同而产生的环境差异有关。许多动物在水层中可垂直迁移，或昼夜或季节性，讨论这种迁移的后果。概述了广阔的地理分布图型，以及由各种物理和生物影响所确立的小尺度图型。后一节讨论了浮游动物群落的丰度和种类组成的长周期(十年际)变化。

第五章介绍了通过海洋食物链和食物网的能流，并依据特定地理区植物生长的测量，给出利用这些生态学概念预测渔业产量的重要性。同时介绍了不同的实验研究方法，可用这类方法，从海洋食物链动力学的角度去研究生物海洋学问题。该章最后一节讨论了矿物循环过程中出现的重要化学变化，特别是氮和碳循环。

第六章前半部分描述了各种类型的游泳生物，包括大型甲壳类、头足类、海洋爬行类、海洋哺乳类、海鸟和鱼类。强调这些大型动物的生态重要性以及对它们捕获的后果。后半部分探讨渔业管理问题和鱼类资源数量波动的原因。

第七章介绍了生活在海底的动物、植物的主要类型，如何进行海上取样及如何测定它们的生长(生产量)率。

第八章评述了不同底栖生物群落的环境条件和一般生态学，从温带的潮间带群落，到热带珊瑚礁和红树林沼泽，还讨论了深海群落。

第九章讨论了人类活动导致海洋生态系统改变的诸多方面。首先是过度捕捞和海洋资源的开发利用，然后是各种污染物的效应。对有意或无意将海洋生物种，引入一新的海域环境所带来的生态变化也予以阐述。讨论了人类活动给河口、红树林沼泽和珊瑚礁造成的特定效应。

特意设置的问题将有助于展开你的思路，并(或者)测试你对阅读内容的理解，书后有答案备查。重要的术语在首次介绍或定义时，以黑体字印刷。

目　录

第一章　绪论…… 1
1.1　影响海洋生命的特殊性质 …… 1
1.2　海洋环境的划分和海洋生物 …… 2
1.3　基本的生态学术语和概念 …… 3
1.3.1　r-选择和 k-选择 …… 4
1.4　生物海洋学的历史发展 …… 6
1.5　第一章总结…… 12
第二章　非生物环境 …… 14
2.1　太阳辐射…… 14
2.1.1　海表面辐射…… 14
2.1.2　海洋中的辐射…… 15
2.2　温度…… 19
2.2.1　海洋表层温度…… 19
2.2.2　垂直温度分布…… 22
2.3　盐度…… 23
2.3.1　盐度的范围和分布…… 24
2.3.2　盐度的生物学意义…… 25
2.4　密度…… 26
2.5　压力…… 30
2.6　表层流…… 31
2.6.1　海流的生物学意义…… 31
2.7　第二章总结…… 32
第三章　浮游植物和初级生产 …… 34
3.1　分类论述…… 34
3.1.1　硅藻…… 35
3.1.2　甲藻…… 37
3.1.3　其他浮游植物…… 39
3.2　光合作用和初级生产…… 40
3.2.1　测定生物量和初级生产力的方法…… 42
3.3　辐射和光合作用…… 43
3.4　营养盐对生长率的影响…… 47
3.5　初级生产力的物理控制…… 51
3.5.1　海洋环流和环…… 52

3.5.2 大陆辐合和辐散…… 54
3.5.3 行星锋面系统…… 55
3.5.4 陆架坡折锋…… 55
3.5.5 河卷流锋…… 57
3.5.6 岛团效应和兰米尔锋区…… 57
3.6 全球的浮游植物生产力…… 58
3.7 第三章总结…… 62
第四章 浮游动物 …… 65
4.1 采样方法…… 65
4.2 终生浮游动物:分类和生物学 …… 67
4.3 季节浮游生物…… 76
4.4 垂直分布…… 79
4.5 周日垂直迁移…… 83
4.6 季节性垂直迁移…… 85
4.7 终生浮游动物的动物地理学…… 88
4.7.1 斑块分布…… 89
4.8 浮游动物群落结构的长期变化…… 94
4.9 第四章总结…… 95
第五章 能流和矿物循环 …… 98
5.1 食物链和能量转移…… 98
5.2 食物网 …… 102
5.2.1 微生物环 …… 105
5.3 次级生产量的测量 …… 108
5.3.1 野外研究 …… 108
5.3.2 实验生物海洋学 …… 110
5.4 海洋和陆地生产量的比较 …… 117
5.5 矿物循环 …… 119
5.5.1 氮 …… 120
5.5.2 碳 …… 123
5.6 第五章总结 …… 126
第六章 游泳生物和渔业海洋学…… 129
6.1 游泳甲壳类 …… 129
6.2 游泳头足类 …… 129
6.3 海洋爬行类 …… 130
6.4 海洋哺乳类 …… 131
6.5 海鸟 …… 134
6.6 海洋鱼类 …… 137
6.6.1 鱼类的洄游 …… 140

6.7 渔业和渔业海洋学 …… 140
6.7.1 世界渔获量和渔业管理 …… 142
6.7.2 鱼类资源的数量波动 …… 144
6.7.3 鱼类的补充调节和生长 …… 146
6.7.4 捕鱼和拟真时的海洋学数据的利用 …… 149
6.8 海水养殖 …… 150
6.9 第六章总结 …… 153
第七章 底栖生物 …… 155
7.1 底栖植物 …… 156
7.1.1 底栖初级生产量的测量 …… 157
7.2 底栖动物 …… 158
7.2.1 分类学和生物学 …… 158
7.2.2 取样和生产量的测定 …… 167
7.3 底栖群落结构的测定 …… 169
7.4 第七章总结 …… 170
第八章 底栖生物群落 …… 171
8.1 潮间带环境 …… 171
8.1.1 潮汐 …… 171
8.1.2 环境条件和潮间带生物的适应 …… 172
8.2 岩岸潮间带 …… 172
8.2.1 分带 …… 172
8.2.2 营养关系及其摄食和捕食对决定群落结构的作用 …… 174
8.3 大型海藻森林 …… 176
8.4 砂滩 …… 179
8.4.1 环境特征 …… 179
8.4.2 种类组成 …… 179
8.5 河口 …… 182
8.6 珊瑚礁 …… 185
8.6.1 分布和限制性因素 …… 185
8.6.2 珊瑚礁的结构 …… 185
8.6.3 多样性 …… 186
8.6.4 珊瑚礁的营养和生产力 …… 188
8.6.5 生产力估算 …… 189
8.6.6 珊瑚礁的形成和生长 …… 189
8.6.7 珊瑚礁的分带图型 …… 191
8.7 红树林沼泽 …… 192
8.7.1 什么是红树林 …… 193
8.7.2 红树林沼泽的生态学特征 …… 193

8.7.3 红树林的重要性和利用 …… 195
8.8 深海生态学 …… 195
8.8.1 区系组成 …… 196
8.8.2 物种多样性 …… 200
8.8.3 生物量 …… 201
8.8.4 食物源 …… 202
8.8.5 生物过程速率 …… 204
8.8.6 未来展望 …… 205
8.9 热液口和冷渗 …… 205
8.9.1 化能合成生产 …… 206
8.9.2 热液口动物区系 …… 206
8.9.3 浅水热液口和冷渗 …… 208
8.9.4 嗜硫群落独特的环境特征 …… 208
8.10 第八章总结 …… 209
第九章 人类对海洋生物区系的冲击 …… 212
9.1 渔业的冲击 …… 212
9.2 海洋污染物 …… 215
9.2.1 石油烃化合物 …… 215
9.2.2 塑料 …… 217
9.2.3 杀虫剂和其他具生物活性的有机化合物 …… 217
9.2.4 重金属 …… 218
9.2.5 污水 …… 219
9.2.6 放射性废物 …… 219
9.2.7 热废水 …… 219
9.3 海洋生物的引入和转移 …… 220
9.4 对特定海洋环境的影响 …… 221
9.4.1 河口 …… 221
9.4.2 红树林沼泽 …… 222
9.4.3 珊瑚礁 …… 222
9.5 第九章总结 …… 225
附录 1 地质年代表 …… 227
附录 2 换算 …… 228
问题答案和评述 …… 230
词汇表 …… 241

第一章 绪 论

海洋约占地球表面的71%。最深处的海底距海表面约是11 000 m，海洋的平均深度约3 800 m。海洋环境的整个体积(大约1 370×10^6 km^3)为生命提供的空间，几乎是陆地和淡水加在一起所提供空间的300倍还要多。给予我们这个星球的名字，“地球”，是陆地的同义语，显然用词不当，因为它并未表达我们这颗星球的优势特征——浩瀚的蓝色海洋。

地球的年龄约为46亿年。大约在44亿和35亿年之前，当地球变冷时形成海洋和大气，这后一地质年代标志着第一种生命形式的出现(参看附录1. 地质年代表)。人们认为，最早的生物起源于古代的海洋，即在任何一种形式的生命出现于干燥的大陆之前几百万年。所有已知的门(包括已灭绝的和现存的)都起源于海洋，尽管有些种类以后迁移到淡水或陆生环境。今天生活于海洋中的动物门类，比淡水或陆地的要多，但大多数已描述的动物物种是非海洋的。物种数目的差异主要是由于陆地拥有千差万别及各种各样的生境所致。

1.1 影响海洋生命的特别性质

为什么说生命起源于海洋而不是陆地？

海洋和陆地环境为生命提供了截然不同的物理条件。海水的密度要比空气高得多，因此重力影响对生活于海水中和空气中的生物有着重大的差异。而陆生植物和动物一般需要很高比例的骨骼物质(如：树干、骨骼)以支撑它们本身克服重力而挺立或运动；海洋种类漂浮于海水中，在骨骼中未贮藏大量的能量。大多数海洋植物是微型的漂浮的种；许多海洋动物是缺乏粗大骨骼的无脊椎动物；鱼类的骨骼也不甚发达。与行走和在天空飞翔相比，漂浮和游泳需要消耗的能量要小得多。陆生动物在力能学上消耗昂贵的能量以克服重力的影响，这也许不足为怪，第一种形式的生命和所有的门类都自环境的浮力容许保存巨大能量的地方演化而来。

海洋的其他两个特征，特别有益于生命。水是构成所有生命物质的基本成分，并近乎是一种通用的溶剂，与任何其他液体相比，能溶解更多的物质。而水在陆地上可能是供不应求，因此限制着生命的存在，显然海洋环境则不是这样。其次，海洋的温度变化不像空气那么剧烈。

另一方面，海洋的某些特征与陆地相比又不是那么有利。海洋中植物的生长受光的限制，因为实际上只有整个太阳辐射能量的大约50%穿透海表面，其中很多穿透的光随深度增加很快消失。海洋植物只能生长在有阳光的表层水域，在混浊的海水处向下只有几米深，在清澈的海水处最多也只有几百米。绝大多数海洋环境处于永远的黑暗之中，而海洋中的大多数动物都直接或间接地取决于近海表面植物的生产。海洋植物的生长同时也受

限于主要营养盐的可获性，如硝酸盐和磷酸盐，与土壤中的含量相比，海水中这类营养盐的浓度很低。在陆地，植物的营养盐来自附近前几代残余植物的腐烂分解。而在海洋，大部分腐烂的有机质下沉至植物生产的表层以下，由这种腐烂有机质分解释放的营养盐，只有通过海水的物理运动而返回到有光的表层。

最大的环境波动出现在海表面或近海表面，这里与大气的相互作用导致气体的交换，引起了温度和盐度的变化，以及由风产生的湍流。水体较深处，环境条件要稳定的多。环境参数的垂直梯度是海洋中占优势的特征。据此，划分了具有不同生活条件的深度层。不仅光随深度而减弱，温度也下降到一个 2 ℃～4 ℃的稳定值，食物越来越少。另一方面，水净压随深度而增加，营养盐浓度增高。由于与水深有关的环境条件的变化，许多海洋动物倾向于局限在特定的垂直层内。在水平尺度上，水体内的地理学障碍是由海水的物理和化学差异所决定的。

本课程的很大部分内容描述海洋群落及其与决定这些群落性质的物理、化学和生物间的相互作用。同时，对海洋生物资源的开发也有一些阐述。尽管海洋占据着几乎地球表面的¾，目前的人类食物消费中只有 2%来自海洋种类。然而，这是一个重要的营养源，因为它代表着人类饮食中所消费的高质量动物蛋白的 20%。尽管每年海洋中生产的有机物质总量比陆地大得多，但海洋有机质生产的经济利用效率要低的多。作为生物海洋学的一个分支，渔业海洋学是正在快速发展的一个领域，它论述海洋中渔业生产的各项议题。

1.2 海洋环境的划分和海洋生物

世界的海洋可以细分为许多海洋环境（图 1.1）。最基本的划分是分为水层（远洋）和底栖系统。**水层环境**（水层意指外海）是指从表层到最大深度的水体。**底栖环境**（底栖指海底）包括海底，也包括这样一些区域如海岸、滨海带或潮间带、珊瑚礁和深海底。

另一个基本的划分是将巨大的远洋外海，**大洋环境**与近岸的**浅海带**相区别。这种划分是根据深度和离岸的距离。传统的分界线是 200 m 水深限，它通常标志着大陆架边缘（图 1.1）。在某些海域，如南美的西海岸，陆架很窄，浅海带只伸展到离岸很短的距离。在另外一些海域（如美国的东北沿海），浅海带离岸伸展达几百千米。总的说来，陆架约占整个海洋的 8%，其面积约为欧洲和南美洲面积的总和。

依据深度和地貌或底部，水层和底栖环境可进一步划分为不同的生态带。其后的几章将对这些予以讨论。

依据所栖息的海洋环境，可对海洋生物进行归类。因此，依据生物各自分布于离岸或沿岸水，就有**大洋种**和**近岸种**之分。同样地，一起生活于海底群落中的植物或动物统称作**底栖生物**。底栖生物包括附着的海藻、固着的动物（如海绵和藤壶），以及那些在基底上爬行或穴居其内的动物。第七章将对底栖生物作进一步划分。

水层环境维持着两个基本的海洋生物类型。一个类型是**浮游生物**，这类生物的运动能力不足以克服海流的阻力，只是被动地被海流所迁移。浮游生物 plankton 一词来自希腊字 planktos，意思是被动地漂浮或漫游。根据浮游生物是植物还是动物，浮游生物又划分为**浮游植物**和**浮游动物**。尽管许多浮游性种是微型的，但与具有微小身体的某些浮游动物

包括直径几米的水母来说并非同义语。也不是所有的浮游生物都是被动的，大多数，包括许多浮游植物，具有游泳能力。水层环境的其他生物构成**游泳生物**。这是一些能自由游泳的动物，与浮游生物相比，它们很强的游泳能力足以克服海流阻力，因此不依赖于水的运动。游泳生物包括鱼类、乌贼和海洋哺乳类。

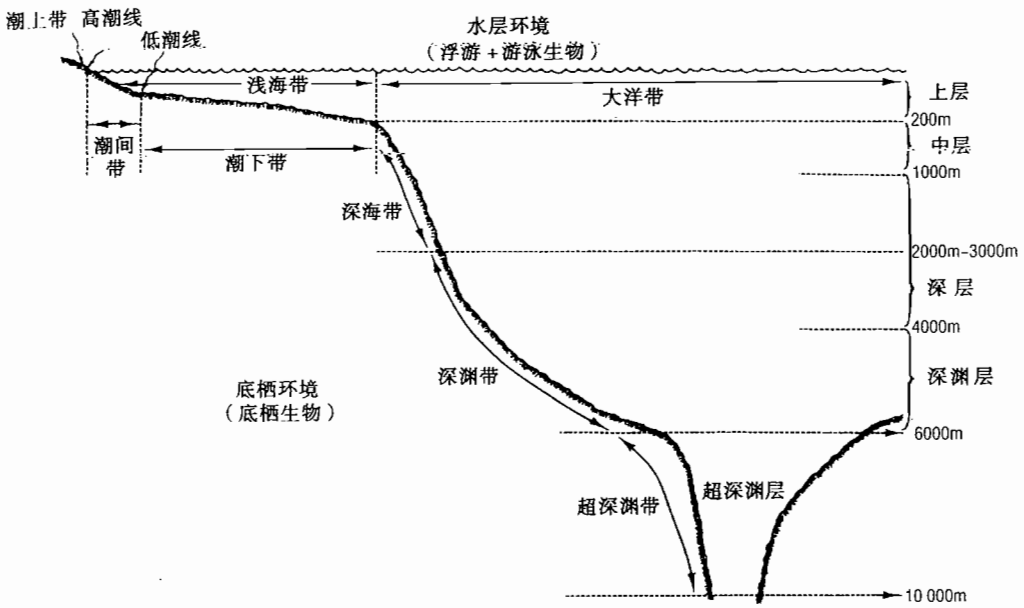


图 1.1　海洋的基本生态学划分：浅海水层带（或近岸带）与大洋（离岸）水层带，以陆架边缘为界通常在大约 200 m 深处。底栖生境以黑色粗线表示；水层划分以虚线表示（未按比例）。

最后，为方便起见也时常把水层生物按大小来归类。图 1.2 提出了划分浮游生物和游泳生物的图解。图解包括水层环境中最小的和最原始的成员，病毒和细菌，分别划归在超微微型（<0.2 μm）和微微型（0.2～2.0 μm）类群中。最大的游泳生物形成大小级的另一个极端，鲸类的一些种的个体长度可达 20 m 甚至更长。浮游植物和浮游动物（后者包括单细胞原生动物和多细胞后生动物）组成了中间大小的类群。

问题 1.1　在图 1.2，为什么最大的浮游生物（大型和巨型）和最小的游泳生物之间有重叠？

1.3　基本的生态学术语和概念

就众多生物海洋学的研究而言，基本的生态学概念是主要议题。某些生态学术语在整

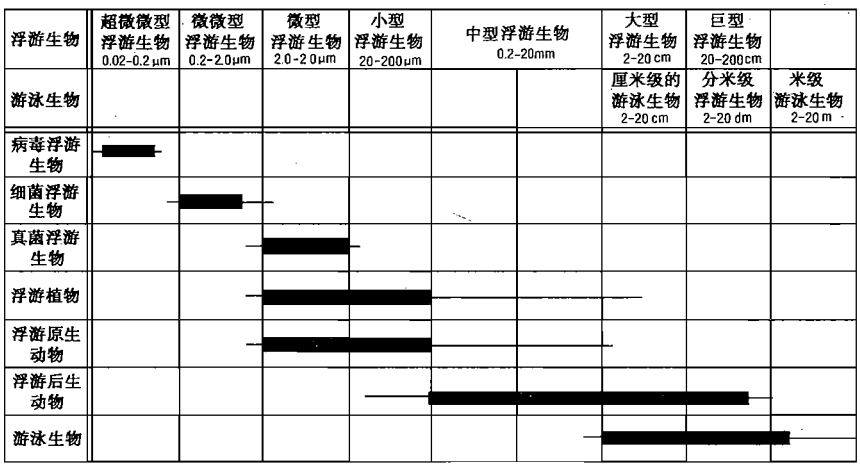


图 1.2　水层生物的大小分级

个章节中一直使用。海洋生物在生态学研究中或作为个体或更常见的是作为不同层次的集合来讨论。**物种**(species)的定义是一个独特的可以杂交繁殖的由个体构成的组群,生殖上与其他这样的组群相隔离。**种群**(population)指生活在一特定地域的一个物种的一群个体,**种群密度**是指单位面积(或单位水容积)内的个体数目。栖息在同一物理环境下的各种微生物、植物和动物种群构成一个生态学**群落**(community)。

生物的**生境**(habitat)是指它生活的地点,同时也指整个群落栖息地。**环境**(environment)由无生命的**非生物**(物理和化学)成分(如温度和营养盐浓度)和**生物**成分组成,包括与其相互作用的其他生物和物种(如捕食者、寄生者、竞争者和配偶)。

生态综合作用的最高层次是**生态系统**。生态系统包括一个大的地理区内的一个或更多的群落,还包括生物栖息的非生物环境。生态系统的例子可包括河口(河口群落,参看8.5),或整个深海水层(在不同的深度具有不同的群落)。**物种多样性**(species diversity)常用来描述群落和生态系统的简化(或复杂性)。可用几种方式来定义,但除非单独指明,否则,本书使用这一术语是指整个物种数目。

SI 单位(国际单位系统)目前被广泛用于科学之中,因为该系统于 1960 年被 CGPM 通过采用。然而,很多与生物海洋学有关的生态学文献使用其他类型的单位,我们继续沿用它们最初发表时的结果。附录 2 可找到常用单位的换算。

1.3.1　r-和 k-选择

每一种植物或动物,不管是水层的还是底栖性的,海生或陆生,都有其独特的一套生物学和生态学特征来确定它的生活史。按照一个广泛的连续性格局,已确认有两种非常不同的生活史类型,它们代表着两个极端。一种类型称作 **r-选择型**,可用**机会性**种来阐明这种生活史类型。相对应的另一种生活史类型称作 **k-选择型**,具有这类特征的生物称作**平衡种**。术语 r 和 k 指生长曲线中不同的部分(图 1.3);r 是种群可以增长的内禀增长率,k 是环境可以容纳的最大种群密度。由于非生物或生物性环境因素的影响,保持在低密度的种群,主要受参数 r 的影响,而已达到或接近环境承载力的种群将受参数 k 的影响。

一般说来，r-选择种身体相对较小，性成熟也较早。它们产卵多且每年通常繁殖几代。这些机会性种典型地生活于易变的或不可预测的环境中。它们能以快速的定着率和生殖，对有利的条件或新的栖息地做出迅速的反应。然而，r-选择种几乎没有能力与其他种进行竞争，而且死亡率高。因此，机会性种的种群都是短命的。r-选择种导致生物高的生产力，因为生物将其很大一部分可摄取能量用于快速的生长和生殖。

另一个极端，相当稳定或可预测的生境有利于 k-选择种，它的个体较大、生长缓慢但寿命长，达到性成熟的时间较长，产生的后代较少，但死亡率较低。它们特别适应生活在无经常干扰的环境，因为它们需要足够的时间来完成其生活史。平衡种倾向于把种群大小构成环境容许（即环境的承载力）的最大值。它们通过对其资源的十分有效地利用，可维持这一种群大小很长时间。

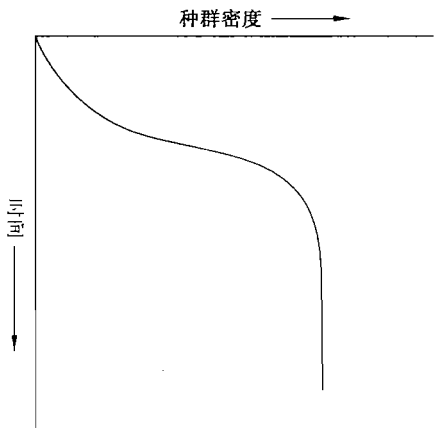


图 1.3　逻辑斯谛生长曲线。注意种群开始时快速增长，然后缓慢，当最后达到环境的承载力时即停止生长。k 是达到承载力时最大的种群大小，r 是种群生长率。

表 1.1 总结了这两类生活史的差异。如上所述，r-和 k-选择的概念可应用于水层和底栖海洋生物，同时也适用于陆地生态学。应当注意的是，不同的格局只在相对意义上应用于生物。例如，尽管浮游植物就整体而言，与鲸类相比生活周期短，但浮游植物内，既有 r-选择种也有 k-选择种。还需要进一步强调的是大多数生物具有 r-和 k-的混合特征。然而，检查对比生活型的重要性就在于，确认不同的物种对竞争、捕食和环境的改变有不同的反应方式。通过本书你将学习到海洋植物和动物许多不同的生活史格局，并依据 r-和 k-对策理论将它们进行比较。

表 1.1　r-和 k-选择种的生活史图型比较

	r-选择 机会性种	k-选择 平衡种
气候	易变化/不可预测	稳定/可预测
成体大小	小	大
生长率	快速	慢
性成熟时间	早	晚
生殖		
繁殖周期	多	少
后代数	多	少
扩散能力	高	低
种群大小	有变化，通常低于环境的承载力	相对稳定，达到或接近承载力
竞争能力	低	高
死亡率	高；非种群密度制约	稍低；密度制约
寿命	短（<1 年）	长（>1 年）
水层/底栖比值	高	低

1.4 生物海洋学的历史发展

人类对海洋生物学的兴趣可追溯至公元前第 4 世纪亚里斯多德所做的观察，他描述并编录了 180 种海洋动物。15 和 16 世纪的海上远征增加了海洋地理学的知识，同时也顺便做了关于生物学的观察。但现代海洋生物学的研究实际上始于 19 世纪中期。英国博物学家**爱德华·福布斯**(1815～1854)(图 1.4)时常被誉为海洋学的奠基人，因为他是第一位系统地从事海洋生物群落研究的学者。他率先使用拖网采集底栖海洋动物样品，他发现不同的物种出现在不同的深度层，他的专著《欧洲海的自然历史》在他去世后 5 年，与达尔文的《物种起源》同时出版。遗憾的是，人们时常回忆起福布斯 1843 年发表的**"无生命的假设"**，文章声称，在深度超过约 300 寻(500 m)的深海不可能存在海洋生物。福布斯不知道，在海洋的较深处已有生命的记录。1818 年，约翰·罗斯已从格陵兰西部巴芬湾的 1 920 m 深处采到了底栖样品，样品包括蠕虫和海星。他的侄子丁·罗斯指挥了 1839～1843 年去南大洋的远征，并从 730 m 深处采到了底栖动物。然而，正是福布斯的影响，无生命论断的支持者坚持他们的信条，无视相反的证据日益增多。大洋冰冷的黑暗的深处不可能栖息任何生命的观点终于在 1860 年被驳倒。那时，海底电缆从 1 830 m 以下被捞上来维修，发现上面有活的薄壳状的动物。当时组织的深海远征对研究这一浩翰和陌生的环境及其栖息者有很大的推动。

爱丁堡大学自然哲学教授，C. W. **汤姆森**成为 E. 福布斯的接班人。1873 年，依据早先远征的综述，他出版了第一本海洋学教科书：《海洋的深度》。汤姆森也是首次环球海洋学考察的组织者和领导者。这就是 1872～1876 年的**"挑战者"**号远征，考察了除北极以外的所有的大洋，航程 110 900 km。英国皇家学会组织了这次远征，主要是调查海洋的物理学特征、化学和生物学。调查船是英国海军一艘带有辅助蒸汽推动的机帆船，专门装备用于科学考察(图 1.5 和 1.6)。除汤姆森以外，另外两个博物学家也参加了这次考察。H. N. **莫斯利**是一位不知疲倦的科学家，同时也是一位热情的业余艺术家，在最后的正式报告中，有许多精美的绘图是他的杰作。J·**默里**是一位加拿大出生的苏格兰人，他是一位博物学家，后来指导出版远征成果报告。下面是从事远征的科学家之间以及与船员对这次远征的主要印象对比。

"奇特而美丽的生物不时展现在我们眼前，这似乎隐约地把我们带进一个陌生的世界。"C. W. 汤姆森，挑战者远征(1876)。

一位海军军官的日记中写道："拖网是我们最不喜欢干的事情。'挑战者'号上的深海拖网操作逸事，在经过几百次的重复操作之后，有两种见解；一种是海军军官的，他们在一个站位航行中必须坚持不断地工作 10 或 12 个小时……另一种则是博物学家的传言，对他们来说，新发现的蠕虫、珊瑚或棘皮动物是一种永久的乐趣。他们兴高采烈地回到舒适的舱房去热情地描述这些新发现的动物，而我们对此却兴趣索然、疲惫不堪，在隆隆的辅机噪声中为他们从海底把样品打捞上来。"尽管到"挑战者"号远征时，已经积累了有关海洋的大量的信息，但很大一部分只是附带采集的或是个别科学家零散的工作。"挑战者"号的航行试图将生物学、化学、地质学和物理现象综合在一起，利用标准的方法确立了系统

的资料采集程序。基于这些原因，“挑战者”号远征被认为是现代海洋学开始的标志。76 位科学家分析了航行时采到的标本。在 J・默里的指导和经费资助下，用了 19 年的时间，出版了 50 卷报告。远征绘制了海底的地图，确认在极大的深处有生命的存在。从海洋生物的样品中共描述了 715 个新属和 4 417 个新种；其中 3 508 个系放射虫新种（原生动物的一个类群）（图 1.7），都是由伟大的德国生物学家 E・**赫克尔**描述的。

美国的 A・**阿加西兹**研究并编辑了棘皮动物的专著，他说：“当我完成任务时，我感到我再也不想看到另一个海胆，但愿它们逐渐灭绝……”

挑战者远征也发现了 T・**赫胥里**于 1868 年描述的赫氏深海生物黏层（Bathybius hacckelii）的真正性质。深海生物黏层是覆盖在被保存的泥样表面的一层黏液状薄膜。赫氏曾认为它代表着铺在深海底的一种原始的生物粘膜。然而，这种“生物”被证明是硫酸钙的一种沉淀，是保存底栖样品时酒精与海水混合的结果。

“从未有过一次远征花费如此之少而所获得的人类知识却是划时代的”——R・兰卡斯特。随着“挑战者”号远征之后，又相继出现了其他一些远征。表 1.2 列举了其中对生物海洋学做出重大贡献的几次远征。J・默里继续组织了 1910 年的“迈克尔・萨斯”远征，1912 年他又与挪威科学家 J・**Hjort** 合著了普通海洋学的一本经典教科书《海洋的深度》。

关于海洋浮游生物的工作甚至在“挑战者”号考察之前就有了报道。据记载，研究海洋浮游生物的第一个人是一位外科医师和业余博物学家，即 J. V. **汤普森**，他于 1828 年在爱尔兰沿海用一个简单的细网目的网采集浮游生物。蟹类浮游性阶段的首次描述就是他的研究结果。C. **达尔文**在其 1831～1836 年贝格尔号航海中，作为一位志愿者并且是晕船的博物学家，利用类似的拖网也采集了浮游生物。1847 年，J. **虎克**认识到，浮游生物中采到的硅藻是植物，并提出这些海洋中的硅藻，如同陆地上的绿色植物，具有同样的生态作用。然而，直到 1887 年，基尔大学的 V. 亨森教授才给出“浮游生物”（见 1.2 节）这一术语的定义，他同时领导了专门进行浮游生物定量采集的首次海洋学考察（德国“国家号”的浮游生物远征，见表 1.2）。“浮游生物”一词更严格的定义是 1890 年由 E. 赫克尔给出的，今天这一词包括了所有漂流的生物，包括植物（浮游植物）、动物（浮游动物）和细菌（细菌性浮游生物）。

图 1.4　爱德华・福布斯，现代海洋学的奠基人

尽管到 19 世纪末，已出版了许多不同浮游动物类群的专著，但那时有关浮游植物的分类学指导的专著刚刚开始出现。如下所述，常规拖网不易采到的微型生物受到越来越多

的注意和重视。

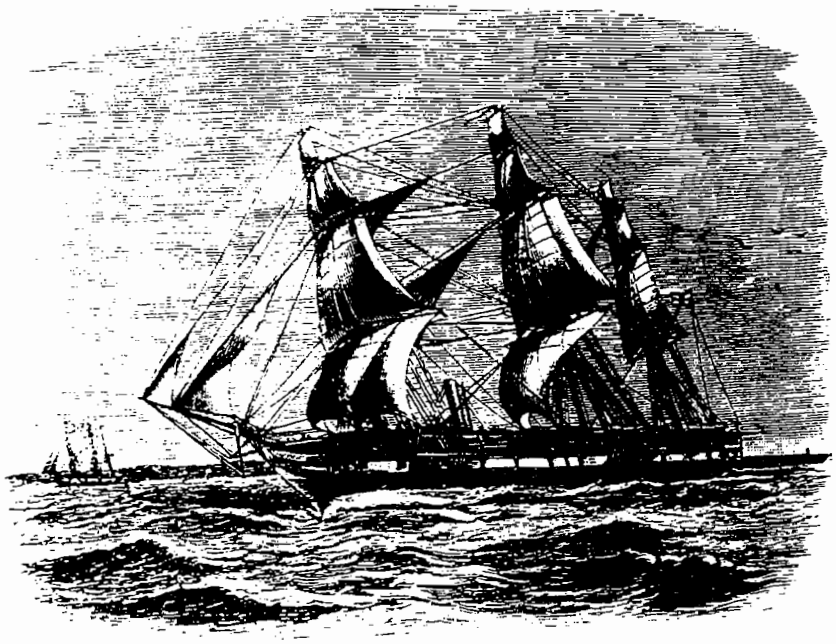


图 1.5　H. M. S. “挑战者”号

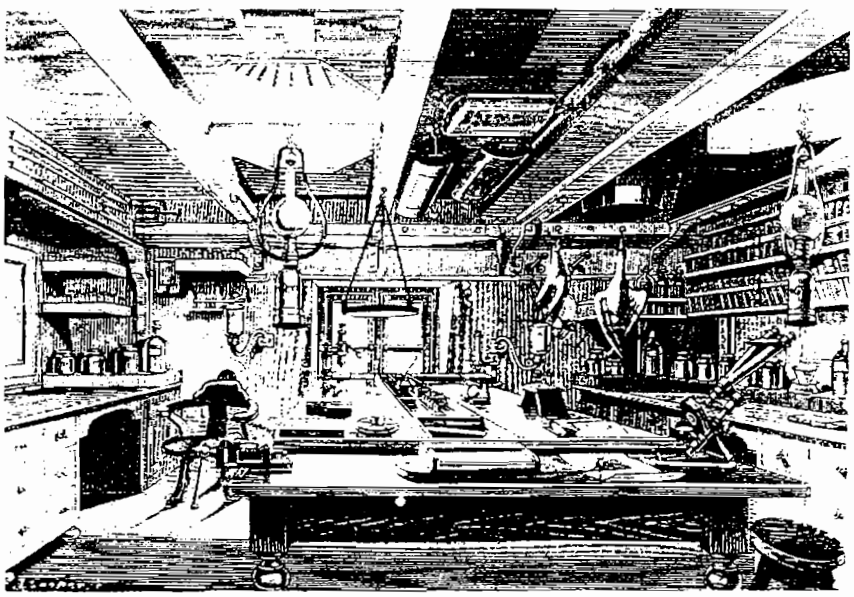


图 1.6　H. M. S. “挑战者”号上的动物实验室

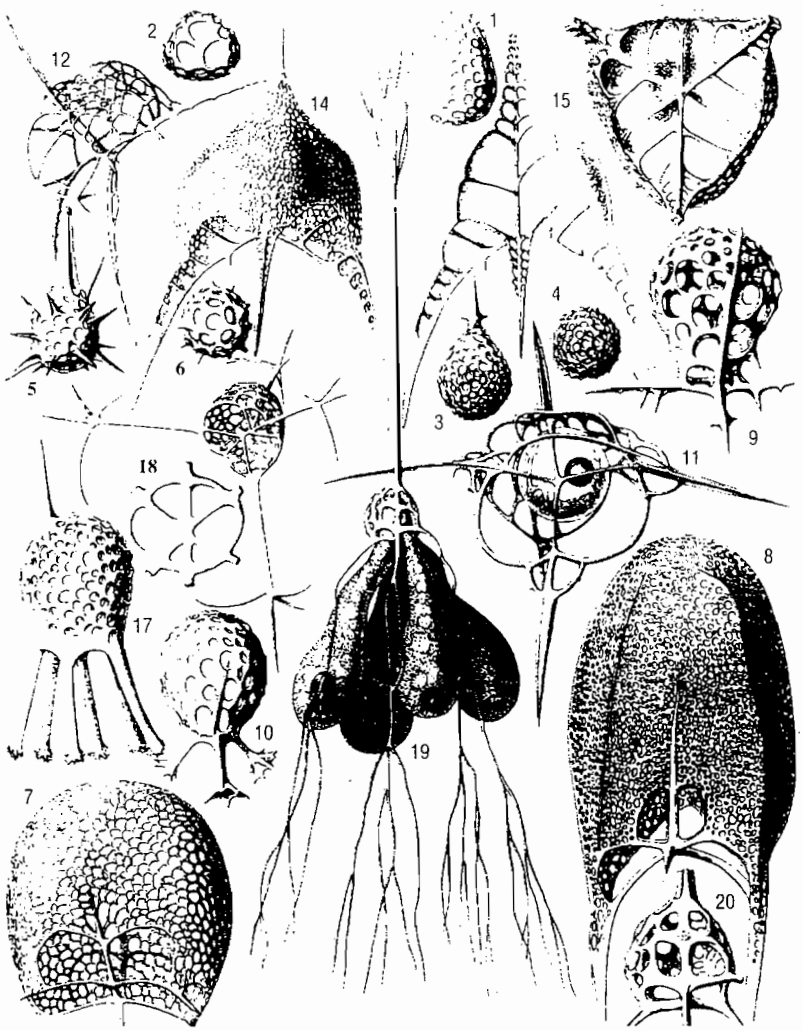


图 1.7 “挑战者”号远征采集，由德国动物学家 E·赫克尔描述和图解的 3508 个放射虫新种的某些代表种。

“……H. H. **格兰**，一位挪威的科学家开始利用他的大型蒸气离心机将采自不同深度的水样进行离心，他一直使用这一设备直到航程结束。通过离心得到可用于显微镜下检查的几滴浓缩样品，其中都是些最微小的生物。尽管小船的运动和螺旋桨的振动，他仍能用显微镜研究许多迄今未知的生活状态下的种类，对不同的物种描图并计数”——J. 默里关于 M. 萨斯号航行的记述，与在默里和 Hjort 合著的《海洋深处》(1912)中所论述的一样。

19 世纪末期和 20 世纪初期，海洋科学发展的标志是首批海洋和海洋学实验室的建立。其中许多是由生物学家创建的。在欧洲，德国动物学家 A. **多尔恩**于 1872 年建立了拿

破利动物站。实验室的仪器设备向其他国家的访问科学家开放，这在当时是独一无二的。英国海洋生物协会于1888年在英格兰的普里茅斯建立了一个实验室。1906年，摩纳哥的**王子阿尔波特一世**组建了海洋博物馆和水族馆，以陈列他的调查船收集的大量采集物(见表1.2)。L.**阿戛西兹**(A.阿戛西兹的父亲)于1873年，在美国东海岸建立了第一个海洋生物实验室；后来(1888年)迁至乌兹霍尔成为海洋生物实验室。在此期间，S.**贝尔德**在乌兹霍尔开始组建了第一批从事渔业研究的实验室。1930年乌兹霍尔海洋研究所正式成立。1905年W.**里特**(A.阿戛西兹的学生)在美国西海岸建立了一个研究机构，后来于1924年在加州拉乔拉正式成立了斯克里普斯海洋学研究所。目前，几乎所有临海国家都有海洋或渔业实验站。

表1.2　主要生物海洋学考查

船　名	国　家	日　期	主要目标和成果
挑战者号	英国	1872～1876	世界各大洋生物采集；证实生命存在于深海最深处
布莱克号	美国	1877～1886	拖网；加勒比和墨西哥湾采集
艾里丝公主Ⅰ和Ⅱ号；赫龙德尔Ⅰ和Ⅱ号	摩纳哥	1886～1922	深海采集
信天翁号	美国	1887～1925	深海；太平洋和印度洋采集
国家号	德国	1889	浮游生物采集
瓦尔迪维亚号	德国	1898～1899	浮游生物的垂直分布；深海生物学
麦克尔·萨斯号	挪威	1904～1913	中层和深层水采集；北大西洋
丹纳Ⅰ和Ⅱ号	丹麦	1921～1936	深水全球性采集；渔业研究
发现Ⅰ和Ⅱ号	英国	1925～1939	南极生态学
流星号	德国	1925～1938	大西洋生物学
铠甲虾号	丹麦	1950～1952	深水拖网至10 000米；全球性采集
勇士号	苏联	1957～1960	海沟生物学
的里亚斯德号(深海潜测艇)	瑞士/美国	1960	最深载人潜水(10 916m，马里亚纳海沟)
阿尔文号(有潜航性能)	美国	1977	深海热泉的发现

生物海洋学的历史与海水化学的关系交织十分密切，如同海洋动物和海洋植物的性质一样。浮游植物生态学作用的了解，需要测定海水中的营养盐，德国化学家**布兰德特**(1899)和**雷本**(1905)首先开展了该领域的研究。随后，英国化学家H.W.**哈威**扩展了硝酸盐和磷酸盐的早期研究，包括其他营养盐，如铁和锰。

海洋生态学知识的了解起始于试图把生物学资料与海洋的物理和化学性质综合成一体的第一批教科书。这一方面最早也是最全面的教科书之一，就是斯韦尔德鲁普、约翰逊和弗来明合著的《海洋》(1942)。后来的生态学著作包括1957年出版的由J.W.Hedgpeth编辑的生态学第一卷——《海洋生态学和古生物学论文集》；G.赖利的《海洋中的食物链关系理论》(1963)；A.**哈迪**编撰令人喜爱的教科书：《大海——它的自然历史》(1965)。

A. 哈迪曾是一位令人折服、好讲逸话奇闻的人，他同样善于描述他在英格兰经历多次热空气球的生活体验，还有后来随“发现 1 号”出航在南极水域航行的切身体会。“很想体验一下众多的水面生活，我们就吊在一个绳系吊板的高空作业台上(这是一块像秋千一样 地荡漾着的两边用绳索支撑贴近水面的木板)……面对船头。我和肯普拿手网和水桶轮番地守候在那儿。这纯粹是一种理想的娱乐活动，这是在半空中荡秋千，而且轻松地在深蓝色的海面上下起伏，时而浑身沐浴，时而双腿凉爽；面对着纯洁空旷的海洋，人有时就像滑翔高飞的猎鸟一样推向前进，始终不受后面船头的干扰……我凯旋地漂行着。当渔船在平静的波动起伏中向我漂浮而来时，我一网一网地把鱼捞起。这是永远不会忘却的一次经历。”摘自《伟大的水域》(1967 年)。

生物海洋学的历史发展中，令人遗憾的一件事情是，很多顶级捕食者(鱼类)的研究，归入另一个学科——**渔业科学**。这是由于最丰富的海洋鱼类构成捕捞渔业的基础。在美国 A. **阿戛西兹**和英格兰的 F. **巴克兰**及苏格兰的 W. C. **麦金托什**领导下，约于 1890 年形成渔业科学这一分支。所有这些学科领导人都把海洋科学看作是改善渔捞的一种工具。在瑞典国王奥斯卡二世的赞助下，**国际海洋考查理事会**(ICES)于 1902 年成立。这一组织曾试图将海洋的物理研究与鱼类的生物学调查结合在一起，但并不很成功。物理或化学出身的科学家，和生物出身的科学家曾利用过不同的方法和途径，而且他们彼此的工作是独立进行的。ICES 证明不能强求对濒危种群或过捕实施有效的立法控制，该机构在开发新渔业技术和发现鱼群方面，和渔民本身一样也没有什么创新之处。战后，ICES 发起了北海和北大西洋联合考察，费用由每个成员国政府机构支付。

渔业管理策略着重于依赖鱼类资源和渔获量的经济模式，而忽略了海洋生物学的其他方面。关于渔业的经典的教科书，主要论述捕捞对鱼类种群大小的影响(如：贝费顿和霍尔特创立的鱼类种群动力学，1957)。日益增长的人口和对食品资源需求量的增大，促进商业捕捞业，在发展新的方法寻找鱼群并进行有效的捕捞的同时，扩大了渔船数量。已开发的渔业资源的减少，提醒渔业科学家认识到，海洋中的鱼类资源，不仅与捕获的鱼类数量有关，而且也极大地受海洋气候的影响。试图将渔获量的波动与海洋学资料联系在一起，称作**渔业海洋学**的一个相对新的领域已经建立。

生物海洋学起初只不过是一门描述性学科，对海洋生物的生物学及其环境的基础性观测，仍然是生物海洋学的一个重要方面。然而，新技术和仪器设备的发展已改变了海洋学研究的规模和尺度。二战期间起初研制用于探测敌潜艇的声纳，随后用于研究海底的地形学、寻找鱼群，而近来则用于对大型浮游动物种群的定位和跟踪集群程度。深潜器和自携或潜水器更加精巧和先进，目前两者均用于对海洋生物的现场观测。用水听器进行的水下声探测，目前已用于研究海洋哺乳类的通讯及哺乳类和某些鱼类对捕获物的回声定位。计算机已极大地减少了常规分析资料所花费的时间，也是模拟海洋学事件的有力工具。卫星和遥感的发展，使得对海温制图并跟踪海流成为可能。生物海洋学研究的尺度，目前已从单一的浮游植物细胞对环境改变影响的实验室研究，扩展到使用卫星图像来获得海洋表面植物生产的全球性格局。

目前人们已经意识到，大气中的气象事件和海洋及陆地的气候变化在浩翰的距离上相联系，而且，人类对海洋也产生影响，并可在全球的尺度上测定这一影响。人类的影响包

括杀虫剂和其他化学药物通过气和水的传播，以及对鱼类和海洋哺乳类的过度捕捞。随着人类对海洋冲击的增加，扩大海洋生态学的基础知识面，显得至关重要，只有这样才更肯定地阐明资源开发和污染问题。

问题 1.2　为什么生物海洋学的历史与陆地生物学的发展相比是如此之短？

1.5　第一章总结

1. 海洋环境为生物提供了比陆地和淡水加在一起还要大 300 倍的生活空间。所有已知动、植物门类均起源于海洋，至今海洋中描绘的门类比陆地要多。

2. 与空气中的生物相比，海洋的流体性质提供了一个对生物重力效应减少的具有浮力的环境。有鉴于此，海洋生物不需要投入很多能量建造骨骼，它们只需花费较小的能量保持浮力和运动。

3. 海洋中植物的生长仅限于近表水域，是因光在海水中不能穿透很深，且进一步受这些深度上主要营养盐（如硝酸盐和磷酸盐）的浓度低的限制，由于几乎海洋中所有的生命都直接或间接地依赖于植物，表层水域的整个植物的生长，决定着可被捕获的海洋动物的生产量。

4. 环境参数的垂直梯度（如光、温度和压力）确定了具有不同环境特征的深度分层。

5. 尽管海洋环境提供了浩瀚的空间，却仅有 2%的人类食物来自海洋资源。然而，它占人类所消费的高质量动物蛋白的 20%。

6. 海底构成了底栖环境，生活于海底表面或海底内的动物和植物，构成了底栖生物。水层浮游环境是指水体，即从海表面直到接近海底的水层；近岸水形成了浅海带，离岸水形成了大洋带。浮游生物和游泳生物栖息于水层环境；这两类生物的区别取决于相对游泳能力，游泳生物种类具有较强的游泳能力，能克服海流的阻力而独立运动。

7. 水层生物可按大小分类，从超微微型（病毒），中间是中等大小，直到最大的游泳生物（鲸类）。

8. 按生态学的尺度，生物可划分为个体或组合，它包括单一种的种群，或由许多相互作用的种群组成的群落。生态综合的最高单位是生态系统，它包括一个或多个群落及其周围的环境。

9. 所有种的生活史格局形成了一个连续系统，它的两个极端，分别由 r-选择和 k-选择来表述。机会性种适应于生活在变化大或瞬时改变的环境，生活史短促，产生许多后代并具有高的扩散能力；然而，r-选择种死亡率高，种群寿命通常持续时间短。k-选择种生活于稳定的环境中，其种群密度通常接近环境的承载力，这类平衡种的特征是寿命长，产生的后代相对要少，死亡率也比较低。

10. E. 福布斯（1815～1854）被认为是生物海洋学的奠基人。1872～1876 年的“挑战者”号远征标志着把物理现象、水化学和生物学综合在一起的系统海洋学研究的开端。

11. 20 世纪中期和后期发展的新技术扩大了海洋学研究的范围和尺度。这些新技术包括声纳、深潜器、自携潜水器、水下回声探测和卫星遥感，所有以上技术目前均已应用于海洋生物的调查。

回答下列问题以巩固对本章的理解：

问题 1.3　首批脊椎动物何时出现于海洋？（参看附录 1 的地质年代尺度）

问题 1.4　3 000 m 深处的水域环境中，具有那些独特的环境特征？

问题 1.5　海洋中人控潜水器所能达到的最大深度是多少？（参看表 1.2）

第二章　非生物环境

为了了解海洋生态学，有必要弄清楚海洋生物所适应的海洋环境中的非生物理化环境限制。这些生态限制中有一些来自海水自身的性质和海水的流体属性及溶于此流体中的化学物相关的特殊性质，另一些来自地球大气和海平面之间相互作用的其他非生物环境特征，这对海洋生命有重要作用。

2.1　太阳辐射

阳光对于海洋中的生命如同对于陆地生命一样是至关重要的。穿透进入海水里的阳光辐射有一部分在光合作用中被植物吸收，这部分能量用于将无机物转化为有机物。有些光的波长被水分子吸收转化成为热，由此，确立了海洋中的温度状态。另外，海洋中的光控制着植物和有些动物分布的最大水深。动物的视觉依赖于光，动物的一些生理节律如迁移和生殖周期等是由光的周期性变化决定的。

2.1.1　海表面辐射

生物海洋学家已使用不同的单位测量海表面的太阳辐射和在海洋里某一深处的光强。因此，附录 2 给出了不同单位间的转换，供必要时参考。海洋中的生物学研究使用两种光强单位，一种是测量光子的爱因斯坦(E)(1 爱因斯坦等于 1 光子克分子(摩尔)，或 6.02×10^{23}光子)，另一种是测量辐射能的瓦特(W)。辐射能取决于光的波长，用于光合作用的辐射能的波长为 400～700 nm，1 Wm^{-2}约等于 4.16 $\mu E\ m^{-2}s^{-1}$。

从太阳到达地球大气层外侧的光辐射相当稳定(图 2.1 和 2.2a)。这些能量中约有一半被大气的不同层所吸收和散射，于是到达海洋表面的能量约为大气表层顶部接受能量的 50%。这其中有一部分又被海洋表层反射回大气(图 2.1 和 2.2b)。反射的量取决于太阳角度，当太阳与地平线间的夹角小于 5°时，反射量变得很大。因此，在一天的时间内，实际到达海洋表面任一点的辐射量是太阳角度、昼日长度和天气条件的函数。太阳角度依赖于年时间、日时刻和地理纬度。在赤道、太阳从头顶直射的辐射量各处是恒定的，而在北纬 50°，入射的辐射量就有季节变化，其范围从 1 月的 1 000 $\mu E\ m^{-2}s^{-1}$到 6 月的 4 000 $\mu E\ m^{-2}s^{-1}$(图 2.2c)。

问题 2.1　在(a)9 月和(b)1 月孟买的阿拉伯海(约北纬 20°)表面接受的最大太阳辐射能约为多少？参照图 2.2c。

图 2.3 以相对单位给出了海洋表面光辐射能的时间变化图。周日变化是太阳辐射在 24 小时的变化(即，昼夜间的差异)。日变化就是白天时间由于如云层引起的差异。在高纬度地区季节变化最明显，尤其在北极圈内最显著。那里夏季海面上可以有 24 小时的光照。海洋中表面太阳辐射输入的差异形成不同海域浮游植物光合作用颇大的差异。

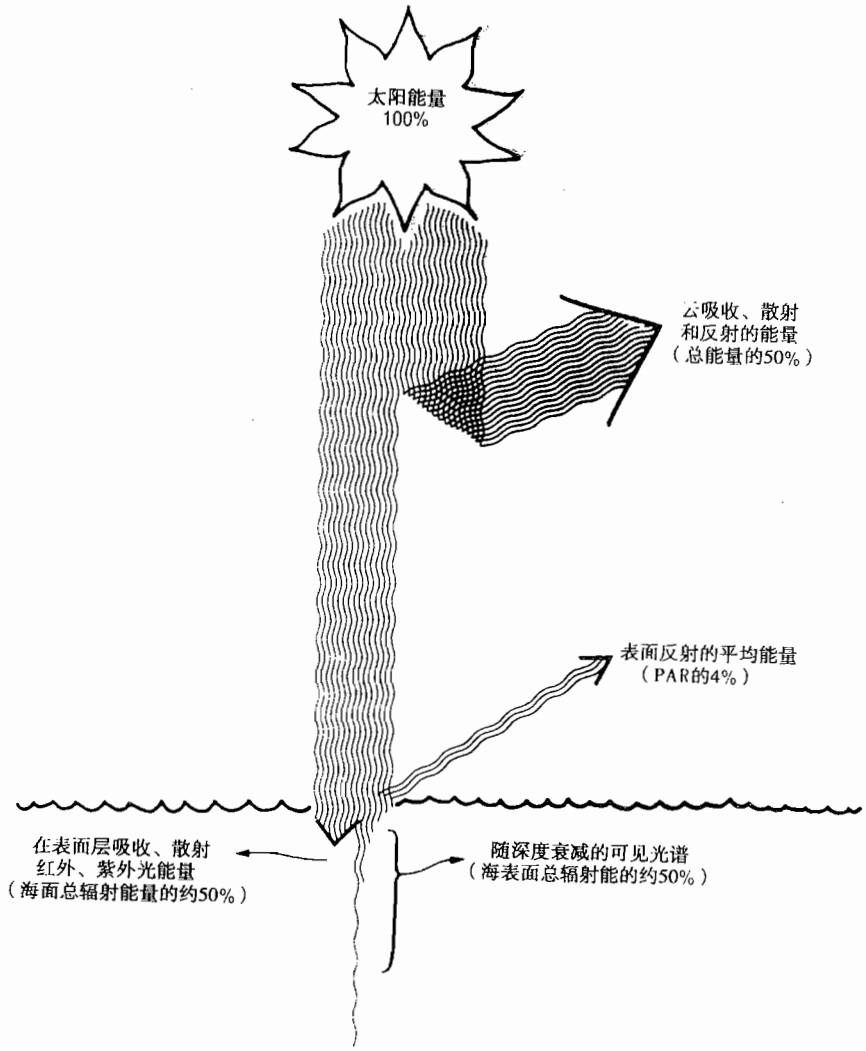


图 2.1　穿过大气和海洋表面的太阳辐射通道及可达到海洋深处的光合作用有效光辐射(PAR)的比例

2.1.2　海洋中的辐射

水与其他液体相比，对太阳辐射是相对透明的，而比空气则相差甚远。透过海表面的阳光中约 50%是由大于 780 nm 波长的光组成。这些**红外**辐射在上层几米内被海水迅速吸收并转化为热(图 2.1)。**紫外**光(<380 nm)仅占阳光辐射总量的一小部分，除了在非常清澈的海水外，通常它被迅速地散射和吸收(图 2.4)。剩余的 50%的光辐射，包括**可见光谱**，波长大约在 400～700 nm 之间，在海水中穿透较深。这些光对有视觉的动物特别重要。它们几乎还是植物光合作用所需的光波长，这些波长通常称为**光合作用有效光辐射**(PAR)。头顶上太阳直射的最大 PAR 强度约为 2 000 $\mu E\ m^{-2}s^{-1}$。显然，这个值将随太阳

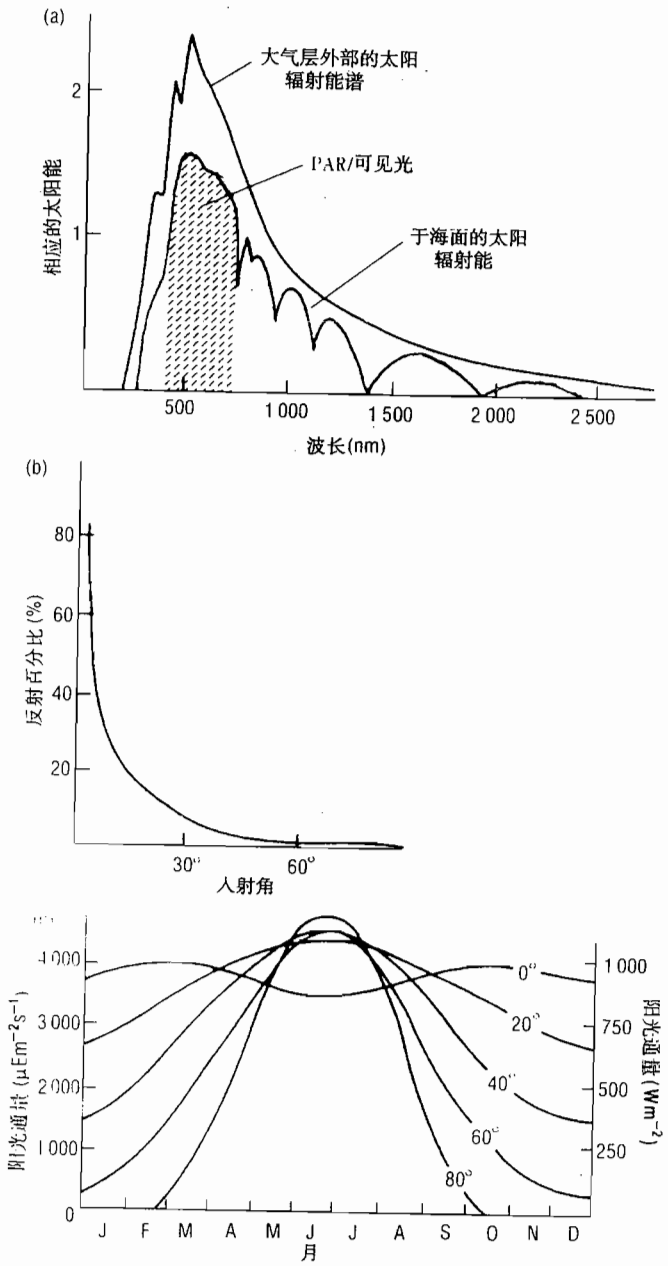


图 2.2 (a)通过大气层前后的太阳辐射能谱表征光合作用有效辐射能(PAR)带或可见光
(b)由静海面阳光反射的百分比是太阳角度(阳光入射角)的函数
(c)在北半球,由海表层接受的平均太阳辐射能随纬度和季节的变化(等值线表示纬度)

角度不同而变化,当太阳接近地平线时降为零。

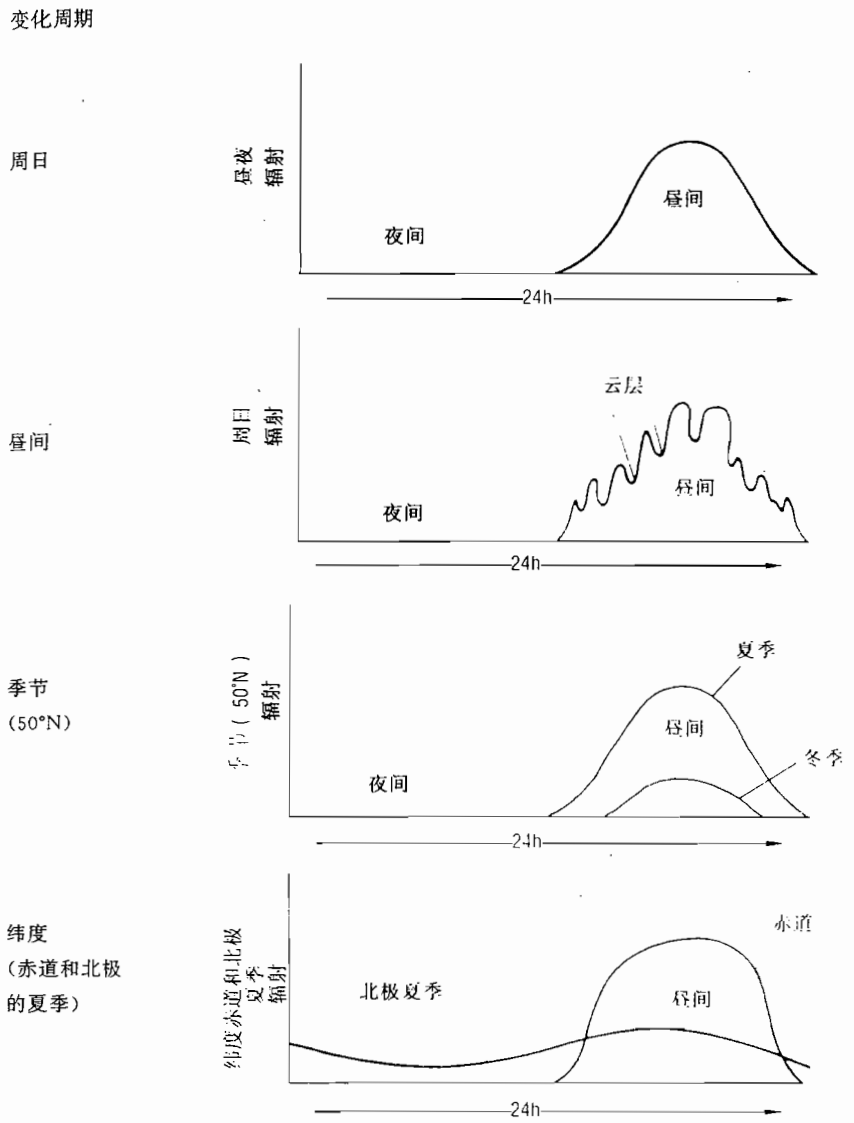


图 2.3　太阳辐射在海面的时间变化(相对尺度)

光透过水时,穿透到不同深度的可见光谱的不同波长被散射和吸收(图 2.4)。红光(约 650 nm)很快被吸收,在非常清澈的海水中,约 1%的红光只可达 10 m 深处。蓝光(约 450 nm)穿透最深,在清澈的海水中,约有 1%的蓝光可达 150 m 处。

光强度随深度增加呈指数衰减。消光系数 k 的计算可以用来表达光的这种衰减,海水的消光系数可以通过测量放入海水的辐射计来计算,亦可用下式计算,式中 I_0 示表面辐射强度,I_D 示某深度辐射强度。

$$k = \frac{\ln(I_0) - \ln(I_D)}{\text{水深(m)}} \tag{2.1}$$

问题 2.2　用辐射计测量的 10 m 处的辐射光强是表层辐射光强的 50%。消光系数为多大?

从图 2.4 可以推断，消光系数 k 对光的不同波长是不同的。蓝光约为 0.035 m^{-1}，而红光约为 0.140 m^{-1}。然而，如果海水中有许多颗粒物，蓝光的散射比红光强，这会影响海水下光的色谱，导致穿透最深的波长向绿色偏移（图 2.4）。消光系数也受海中有色的、溶解的有机物的数量，以及活体浮游植物细胞和植物残骸中的叶绿素含量的影响。在最清澈的热带海水中，深海鱼的视觉可探测出能穿透 1 000 m 以深的光线（图 2.5）。在沿岸的混浊水中，由于大量的粉沙和浮游植物的存在，增大了光的散射和吸收，使同量的光可能还达不到 20 m 深处。

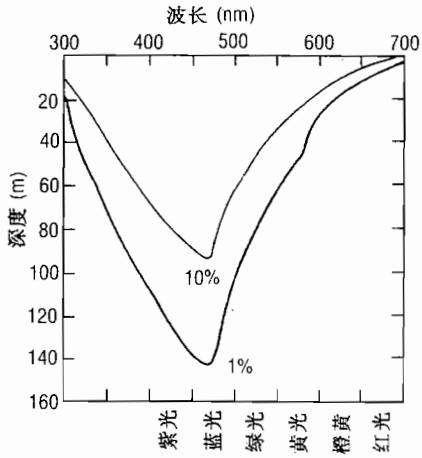


图 2.4　清澈大洋海水中不同波长光的透射。曲线表示以海面光的 10%和 1%的穿透深度。

问题 2.3　与珊瑚礁的彩色照片和电影相比，色彩单调的珊瑚常常使第一次见到珊瑚礁的潜水新手感到失望？这是为什么？

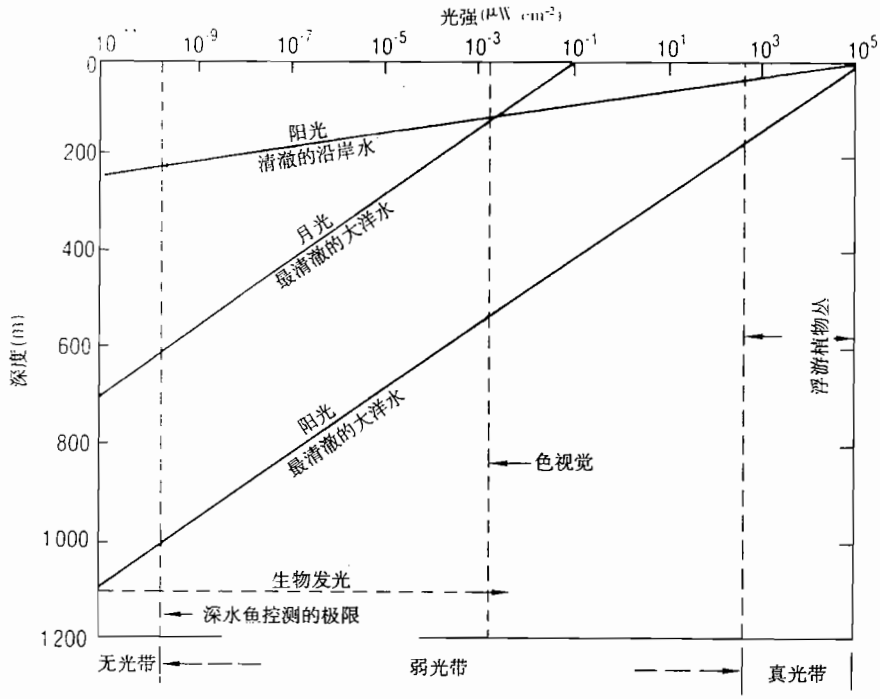


图 2.5　海洋中由光穿透而建立的垂直生态带。
注意随深度变化的光强度尺度，垂直虚线标出的三个生态带只是近似的。

海水中三个垂直生态带是按光的相对穿透强度确定的（图 2.5）。最浅的带称为**真光带**，是有足够的光线支持植物生长和繁殖的区域。这里的光线足以使植物通过光合作用生

产的物质超过由植物呼吸所消耗的物质(参看 3.2 节)。植物光合作用的生产量恰好与呼吸消耗的物质相平衡所需的光量叫**补偿光强度**。光合作用的生产与植物呼吸相平衡的深度叫**补偿深度**,被当做真光带下界的定义。真光带在混浊的海岸带,从表面向下只有几米的深度,在非常清澈的热带海水中,最大深度约 150 m。在任一区域,补偿深度(D_c)和真光带深度可由下式求出:

$$D_c = \frac{\ln(I_o) - \ln(I_c)}{k} \tag{2.2}$$

表面的辐射强度 I_o 可直接测量得到,k 是由假设波长 550 nm,由式 2.1 计算求出。补偿光强 I_c 值随不同种的浮游植物而变化,也与任一特定种以前光适应的经历不同而异,例如,重色调的浮游植物能适应较低的补偿光强。然而,一般而言,I_c 值范围在 1～10 $\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$。

真光带以下是光照微弱的**弱光带**,这里鱼类和一些无脊椎动物可以看得见,但由于光线微弱,缺乏净光合作用,即在 24 小时内植物通过呼吸作用消耗的物质量超过光合作用的生产量。然而,从真光带下沉的活体浮游植物是可以在这儿存活的。

大洋中最深最大的区域是黑暗的**无光带**,从无光带向下一直延伸到海底。这儿,任何生物系统都难以测出阳光的存在。这片广大的区域难以维系植物的生存,在空间上与海洋食物链的初始环节相脱离。

问题 2.4　你认为日光在海洋中的生物学作用是什么?(参看图 2.5)

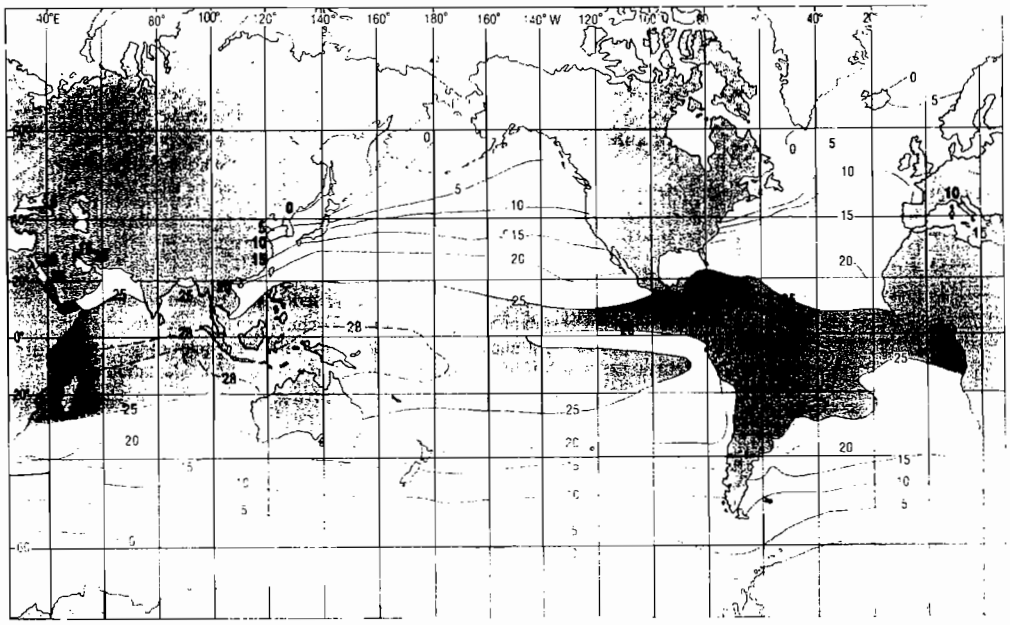
2.2　温度

水温是海洋环境中最重要的物理性质之一,因为它对许多物理的、化学的、地化的、生物的过程有重要的影响。温度控制着化学反应和生物过程(如代谢和生长)发生的速度。温度和盐度的不同结合决定了海水的密度,依次又极大地影响着引起海水中化学和生物反应变化的水团的垂直运动。水温部分地决定着溶于海水中气体的浓度,包括氧和二氧化碳,这两种气体紧密地与生物过程相联系。温度也是影响海洋生物种类分布的最重要的非生物因子之一。

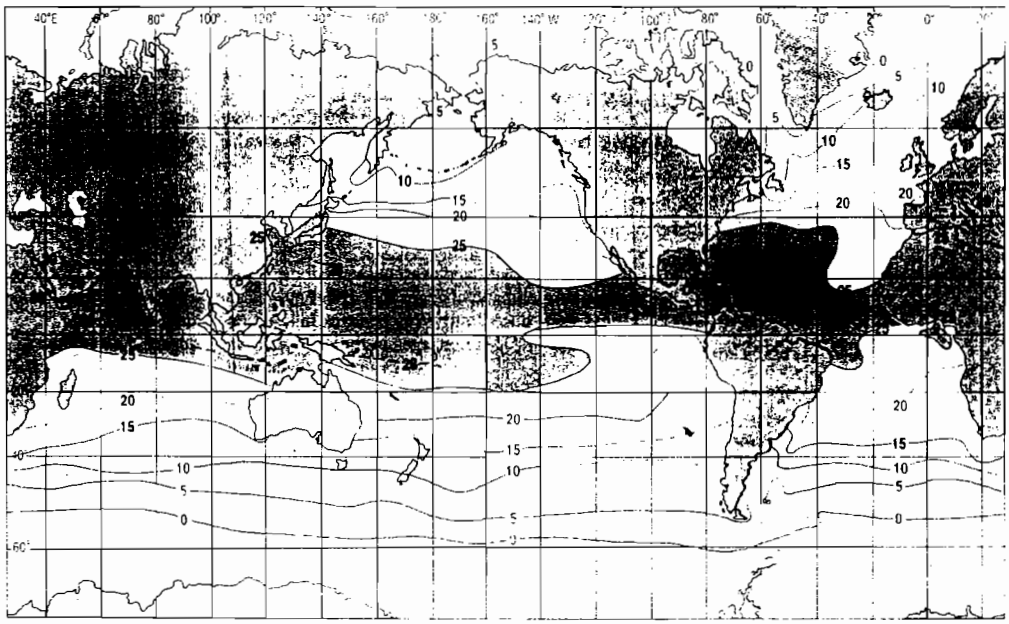
2.2.1　海洋表层温度

海洋和大气之间存在着热和水的连续交换。海洋主要被太阳辐射的红外波长加热。这些波长的辐射能很快被吸收并转变为热。太阳光的热影响限于海洋的最近表面层,98%的红外光谱在表面层约 1 m 的水体内被吸收。

海洋表层温度随纬度不同而变化(图 2.6)。在热带开阔海洋的温度能超过 30 ℃,在浅的热带泻湖中,温度可接近 40 ℃。另一极端是在极带地区,表层水温可低至典型的海水冰点温度－1.9 ℃。表面海水温度的温和状态与气温影响陆地生态系统相比,显然是大不相同;气温变化范围由高温 58 ℃(北非的夏季)到南极冬季的低温－89 ℃(图 2.7)。海洋的温度状态被海水确定的水物理特性所缓冲和调节。水具有很高的比热,意味着水可以吸



(a)



(b)

图 2.6　二月份(a)和八月份(b)海洋表层温度(℃)的全球分布

收或放出大量的热量而温度毫不变化。此外，海洋主要通过蒸发而降温，因为水的蒸发潜热是所有物质中最高的，所以水温的很小变化就可以在水蒸气中转移或贮存大量的热。

有时根据海水表层温度来划分生物地理带是方便的，以下地理带就位于按右栏所列的年平均表层温度界定的范围内。

热带	25 ℃
亚热带	15 ℃
温带	5 ℃(北半球界限)
	2 ℃(南半球界限)
极区	<0 ℃～2 ℃或 5 ℃

两半球温带具有亚极区和亚热带水的混合特征，并有最大的年温度变幅。虽然，试图用纬度描述这些温度带，但在远洋环境里没有或很少有生态学意义，这儿海流携带不同温度的海水离开它们的原地，通过混合海水温度渐渐变化。在远洋生物群落中，动物区系的边界按**等温线**划定，或用温、盐结合定义有区别的海域，给出更精确的边界描述(看 2.4 节)。

开阔大洋表层水温的日平均变化很小，一般不超过 0.3 ℃，在 10 m 深处的变化通常不易察觉。即使在浅水，日表层温度变化也小于 2 ℃。因此，24 小时周期的温度变化，对浮游生物和鱼类的意义并不大，它不像潮间带和陆地生态系中生活的生物，要经受昼夜温度很大的波动。

在南极水域年表层温度的波动(参看图 2.6a 和 b)非常小，在北冰洋和热带海域小于 2～5 ℃。在温带和亚热带水域，温度的波动很大，足以有效地影响生物过程。在 30°～40°纬度的开阔海洋，晴朗的夏季可获得最大热量，而在冬季热耗最大，年变化约 6～7 ℃。然而，在北太平洋和北大西洋的西部海域，因冬天强盛的西风带来大陆冷气团，夏天又带来大陆上的暖空气，年温差可达 18 ℃。一般地，在浅的边缘海和滨海地带海域，水温波动与气温接近平行，年变化可以超过 10 ℃。

表层水温除日变化和季节变化以外，还有影响海洋生态的更长期的气候变化。这类事件中有些仅是从海底沉积物的变化推断的，因这些变化暗示着过去地质年代中上覆水温度的显著变化。现代可以观测到其他一些气候变化，包括主要的扰动，例如太平洋上的厄尔尼诺过程。这是每 2～10 年发生的海洋表层温度的周期性变化，它对海洋生态和全球气候有广泛的影响。

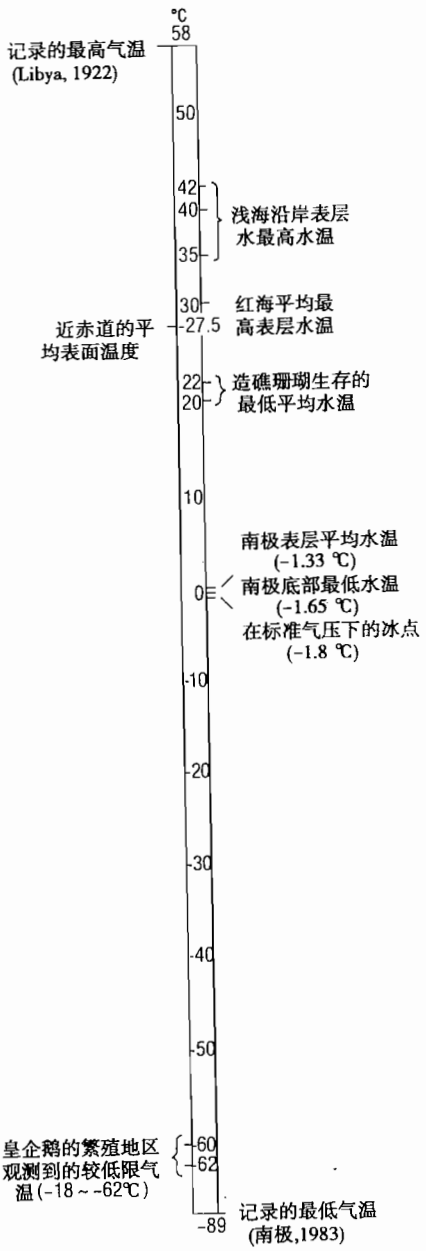


图 2.7　海上和陆地上的温度范围

厄尔尼诺过程在发生区域对渔业具有灾难性的影响，这一过程的细节将在 6.7.2 节予以讨论。

2.2.2 垂直温度分布

风和浪产生的湍流混合将热量从表层向下传送。在低纬度和中纬度海域，这一过程形成了一个由几米至数百米深的几乎是均匀温度的表面**混合层**(图 2.8)。在开阔的海洋表面混合层下，从 200～300 m 深至 1 000 m 处，温度向下迅速递减，这一温度梯度最陡的水层被称为**永久性温跃层**。这一层的温度差可以达到 20 ℃。永久性温跃层与表层较暖的低密度水和底层冷的高密度水之间的水密度变化是一致的。这一密度迅速变化的区域称为**密度跃层**，它对海水的垂直循环起着屏障作用，于是，它也影响了在海洋生物中起作用的那些化学物质的垂直分布。温度和密度的陡的梯度可能对动物的垂直运动起着限制作用。

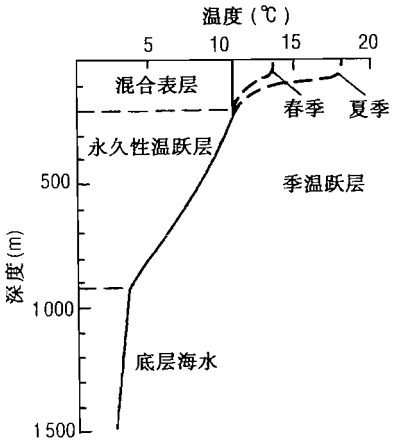


图 2.8 温带区温度剖面概图
实线表示覆盖在永久温跃层上的冬季条件的温度均匀的混合表层。虚线表示春季和夏季的温跃层形成，这是由于风速减小，太阳辐射升高使表层水温变暖而形成的季节温跃层。

温跃层以下的温度缓慢下降。图 2.9 表示了大洋热力学分层简图。在大多数海区，无论在什么纬度，2 000～3 000 m 深处的水温从不超过 4 ℃。在更深处，温度下降到大约 0 ℃到 3 ℃之间。赤道地区和极区的深水温度一样，都在几度以内。深海冷水条件的惟一例外可见于深海的某些特定的区域，那里地热作用使底部海水温度升高(参看 8.9 节)。

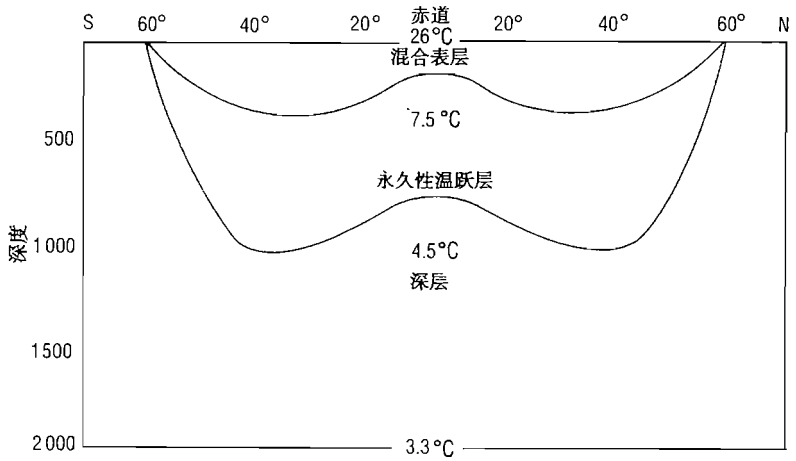


图 2.9 温度剖面的综合性图解，表示大洋的主要热分层及其赤道区的平均温度

在温带气候中，夏天在海水表层出现了**季节性跃层**(图 2.8)。这是由于风减弱，而太阳辐射加强使表层温度升高所产生的。于是，几乎没有湍流混合促进热向下运动，在近表

层水中形成了热分层。这种现象一直持续到秋季，当表层水变凉，增强的风足够引起湍流混合上层水，这一温跃层才被破坏。因为永久性和季节性的温跃层分别在全球尺度和时间尺度上，极大地影响生物的生产力，下面几节将更多地说明关于热的分层。

海水温度以何种方式影响动物的分布？

海洋生物适应环境温度的生理能力在决定其分布界限上起重大作用。大多数的海洋动物（即无脊椎动物和鱼类）是**变温动物**，体温随着周围水温而变化；但海洋哺乳类为**恒温动物**，体温保持不变。能生活在温度变幅较大环境中的动物叫**广温种**。广温种具有广泛的分布或者是生活在相当大的温度波动区域，例如温带的潮间带。那些局限在狭窄的温度范围的种称为**狭温种**。它们包括要求的最低温度为 20 ℃的造礁珊瑚类，以及局限在冷水中的种类。冷狭温种的地理区域可以很广，例如，有些种类分布在北极浅水，同时也见于赤道类似冷温下的 2 000～3 000 m 深处。

2.3 盐度

盐度是指海水中的含盐量。目前，盐度可以简单定义为溶于 1 千克海水中的所有无机盐的总重量（以克表示）。然而，盐度不以重量来度量，因为将海水中所有的盐变干是既困难又乏味。通常盐度是用盐度计来测量，即用它测量随盐含量增加而上升的电导率而求出。海水中主要元素是以离子的形式存在的，其中钠和氯元素占优势。表 2.1 中列出 10 种主要成分，约占海洋中所有溶解物质的 99.99%。

为什么表中不包括像氧、氯和铁这样普通的和生物学上重要的元素？

海洋中其他元素和化合物的浓度要比表 2－1 列出的那些成分浓度较低。有些成分像氧气和二氧化碳，以溶解气体的形态，将在以后讨论。那些和生物过程相关联的元素（如硝酸盐态氮）浓度变幅大，与表中所列的离子不同。虽然在海水中也有溶解的有机化合物，但它们的浓度太低对盐度影响不大。

因为大多数主要成分的浓度不受生物和化学反应的显著影响，可以说表现出**“保守行为”**。这种性质导致了**海水组成的稳定**。亦即，总盐度可以变化，但是各种主要离子与总量的相对比值保持恒定，而且每种主要离子与其他离子的浓度比值也保持稳定。这种离子比值仅在局部地区，例如河口才偏离正常值，这是因为此地区接受了相对不同比值的主要离子的淡水所致。

表 2.1 盐度为 35 的海水主要成分

离　　子	浓　度(g/kg)	海中所有盐分的重量(%)
氯(Cl^-)	18.98	55.04
钠(Na^+)	10.56	30.61
硫(SO_4^{2-})	2.65	7.68
镁(Mg^{2+}	1.27	3.69
钙(Ca^{2+})	0.40	1.16
钾(K^+)	0.38	1.10
碳酸氢盐(HCO_3^-)	0.14	0.41
溴化物(Br^-)	0.07	0.19
硼酸盐主要是 H_3BO_3	0.03	0.07
锶(Sr^{2+})	0.01	0.04

2.3.1 盐度的范围和分布

盐度的可变性与全球气候相联系。表层海水的盐度随水的蒸发而升高，又主要通过雨雪形式的降水或河流淡水注入而降低。在高纬地区，盐度也由于冰、雪的融化而降低。

大洋的平均盐度约为35，全球开阔海洋表层盐度分布可变性如图2.10所示。图2.11表示盐度值遵循蒸发量减去降水量的曲线。最高的盐度值见于两半球的纬度为20°～30°处，因该地区的蒸发量高而降水量低。低盐度见于极地区因那里有高的降水量和融冰并受极地水的影响。

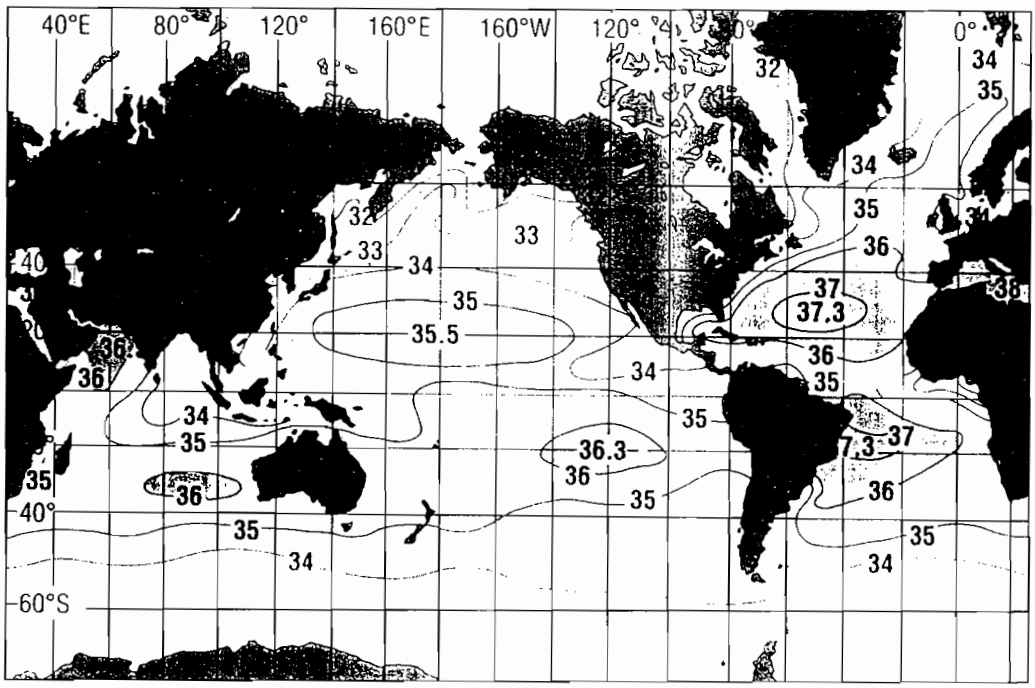


图2.10 表层盐度的年平均全球分布。等盐度的连线称为等盐线

某些海区的盐度已超出了开阔大洋盐度的范围。通常发生在近岸和浅水海域，这儿有沿岸径流和河流注入，或这里限制了与外海水的混合。下面给出表征特定海洋环境的盐度范围：

开阔海洋	32～38(平均35)	
近岸浅海	27～30	
河口	0～30	半咸水
半封闭海	<25	
(如波罗的海)		
高盐环境	>40	
(如红海，热带沿岸泻湖)		

表层水的盐度变化范围远大于深层水，这主要是由于海表—大气相互作用的结果。图2.12显示了大西洋的盐度随深度的分布。盐度随深度急剧变化的区域叫**盐跃层**。盐跃层存在于中、低纬度，及位于混合层底部到约1 000 m深处。在所有纬度千米以下深处的盐度均为34.5～35.0。

除了受蒸发和降水影响很大的潮间带或浅的泻湖外，盐度的周日变化通常很小。除了近岸浅水，盐度的季节变化也很小。开阔海洋的表层盐度的平均年变化约为0.3。

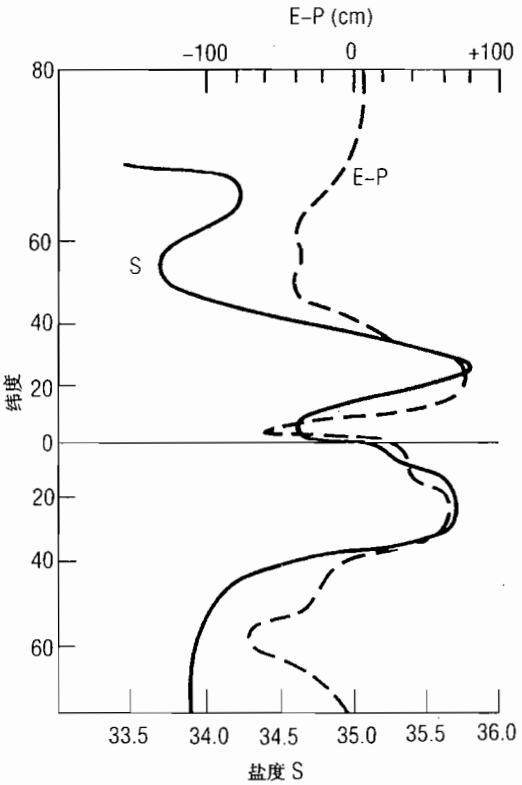


图2.11　在不同的纬度平均表面盐度(实线S)对年平均蒸发量和降雨量(E－P虚线)之差的分布图

2.3.2　盐度的生物学意义

在多数的海洋无脊椎动物和原始鱼类(鲨、鳐)，血液和体液的含盐量约等于海水的平均盐度。硬骨鱼类(真骨鱼类)，血液中的盐浓度仅是周围海水盐度的30%～50%。这有几种生理结论。因为水有一种通过半渗透性膜从低盐浓度区向高盐浓度区渗透的倾向(这一过程称为**渗透**)，海洋真骨鱼类趋于失去水分，从而它们体内的含盐浓度会升高。但这些动物发展出各种生理的机能即**渗透调节**机制来阻止这一过程。例如多数的海洋鱼类排尿少而通过鳃排出盐。这种**主动转移**类型，即肾脏抵抗正常渗透倾向的机能，需要能量的支出。海龟、海鸟和海洋哺乳动物也表现出与其环境保持渗透平衡的多种方式。

渗透平衡的问题，对于生活在盐度急剧变化的河口地区的海洋无脊椎动物和脊椎动物(参看8.5节)以及在海水和淡水间洄游的鱼类(参看6.6.1节)是特别敏感的。能忍受

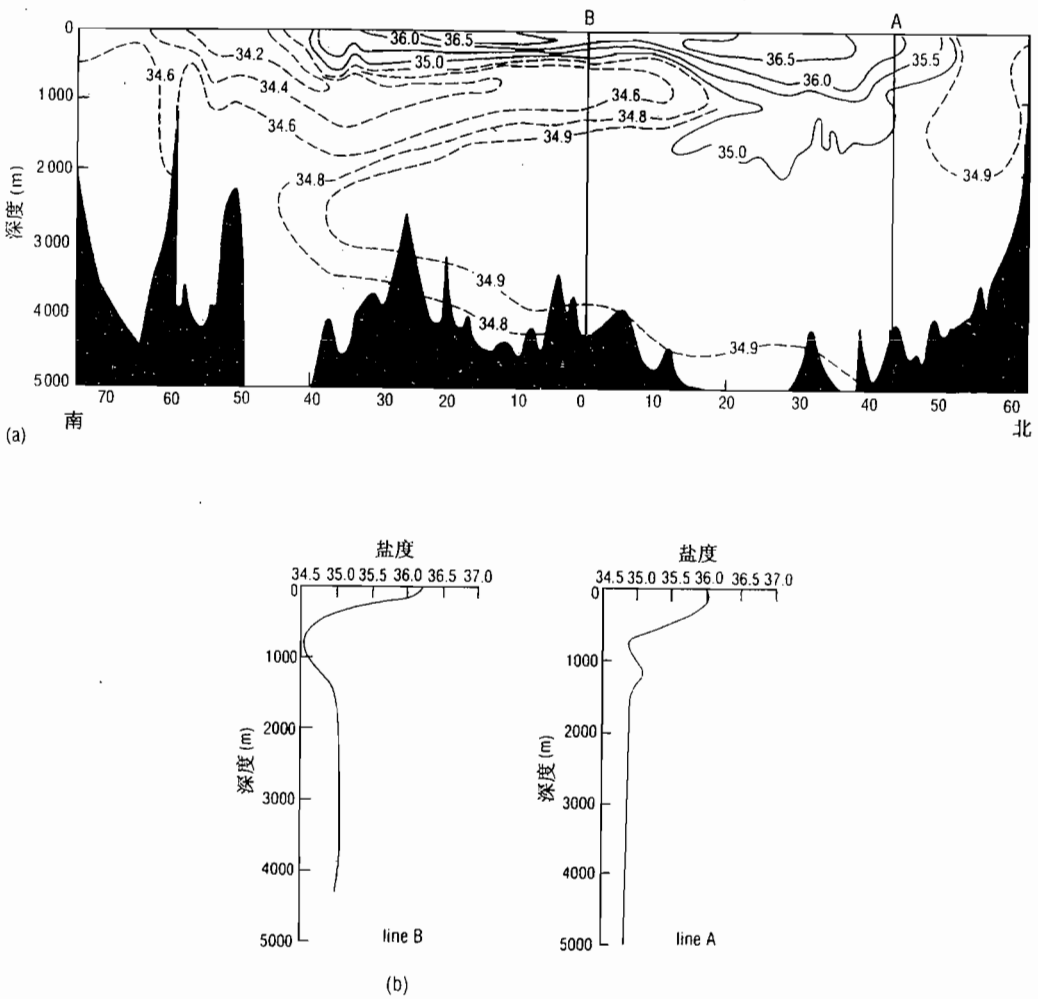


图 2.12 (a)大西洋西部盐度垂直分布的断面图尽管不同大洋的盐度分布在细节上会有变化，但这个一般模式对所有海洋是有代表性的。(b)按照图(a)中线 A 和线 B 的盐度—深度剖面图。

盐度大范围变动的种叫**广盐种**，它们表现出了多种渗透控制方法，从简单的不渗透性(如关闭软体动物的壳)到复杂的如上所述的主动转移。只能忍受盐度范围变动小的那些种类叫**狭盐种**。

问题 2.5 周围环境盐度如何影响浮游生物的浮力？

2.4 密度

海水**密度**(单位体积的质量)受温度和盐度的控制(以及，在较小程度上也受水静压的影响)。密度随着盐度的升高而变大；随温度的升高而变小。盐度和温度是物理上独立的变量，但众所周知，在海洋中它们不是随机分布的。全球气候确立了海洋表层温度和盐度的分布。在大水体中这些变量显示了独特的组合，并且，这些容易测量的温、盐特征可以用

来定义特定的**水团**。这样，每一个水体形成了一个不同类型的环境，各自支持着各有特色的生物群落。

图 2.13 显示了深到温跃层底部的世界大洋主要的上层水团，这些水团确定的温盐特征是在表面获得的，水一旦与大气脱离接触，它的物理特性通过与邻近不同特征水团的混合将会渐渐地非常缓慢地变化。这意味着即使在海洋中水团有水平地和垂直地运动，在一个很长的距离上，仍可根据它特定的温盐组合特征来追踪它们。新水团最终也是由来源不同的水混合而成，但仍可根据它们自己的温—盐特征，显示其混合的数量。

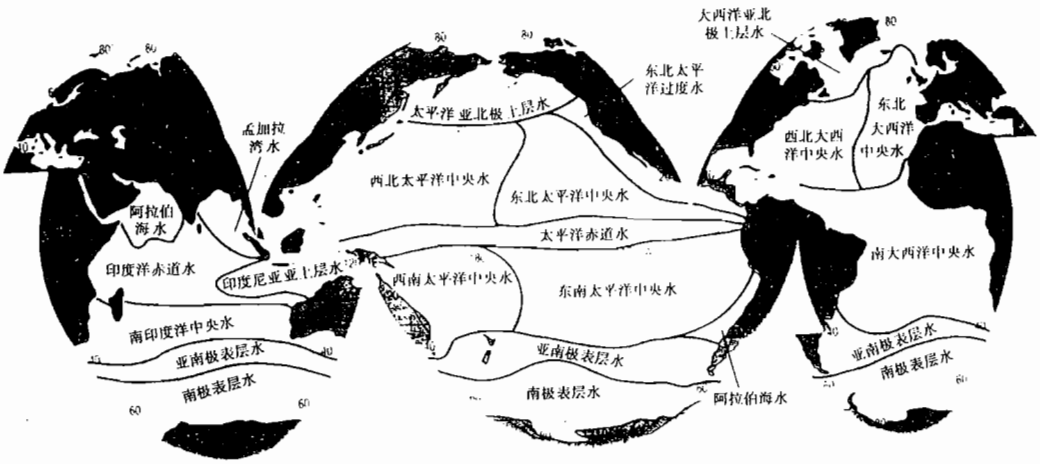


图 2.13　主要上层水团的全球分布

①太平洋亚北极上层水；②西北太平洋中央水；③东北太平洋中央水；④东北太平洋过度水；⑤太平洋赤道水；⑥西南太平洋中央水；⑦东南太平洋中央水；⑧亚南极表层水；⑨南极表层水；⑩阿拉伯海水；⑪孟加拉湾水；⑫印度洋赤道水；⑬印度民亚亚上层水；⑭南印度洋中央水；⑮大西洋西北极上层水；⑯西北大西洋中央水；⑰东北大西洋中央水；⑱南大西洋中央水

上层水因受风系统吹起的表层流而作水平运动(参看 2.6 节)。水的垂直运动部分地受因温度和盐度的变动而改变的水密度所控制。图 2.14 阐明了温度、盐度和密度之间的关系。注意，密度本身不能用来定义一个水团，因为不同的温度和盐度的结合，可以产生同样的密度。

问题 2.6　(a)温度为 9 ℃，盐度为 33.5 的海水密度为多少？(b)温度为 20 ℃，盐度为 36.5 的海水密度是多少？参照图 2.14。

密度比下层小的水将保留在表层(如赤道水)。密度增大的表面水团将下沉到深处，下沉的深度取决于它们的密度相对于周围水的垂直密度结构。图 2.15 表示了位于 550 m 到 1 500 m 左右深度处的水团。这些水团的密度比 500 m 以上的水更大。密度最大的水团占据着 1 500 m 以下到海底的深度。

在海水密度最大的地方，盐度还有降低温度的重要作用。并且降低海水的冰点。图 2.16 表明了这些变化，注意，在盐度约为 25，最大密度的温度和冰点是一样的。由于海洋盐度一般比 25 高(平均盐度＝35)，海水的密度将随着温度的降低而增加，直到冰点(盐度

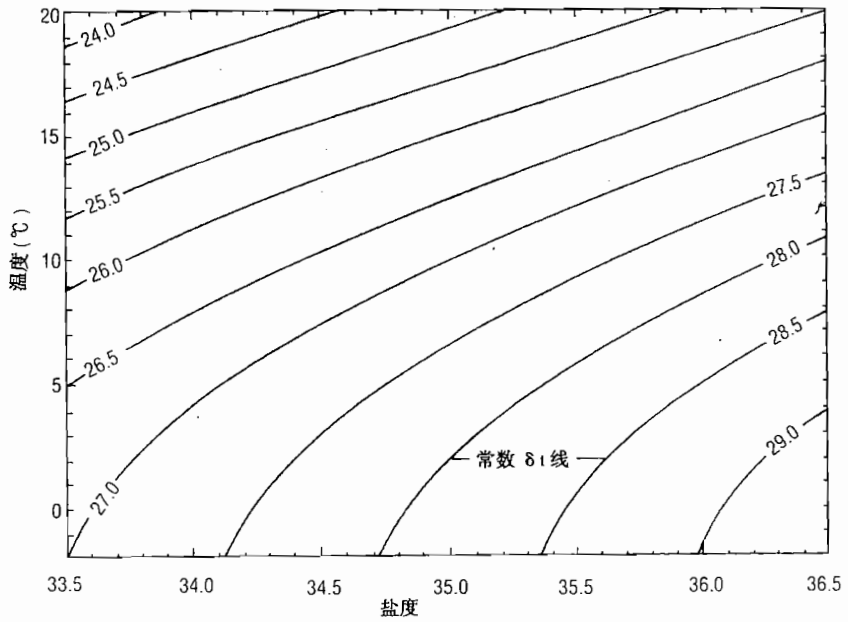


图 2.14　表明温(T)、盐(S)和密度之间关系的 T—S 简图

为方便，密度等值线以等 σ_t 线表示，其中 σ_t =(密度－1)×1 000。因此，密度为 1.027 81 g cm^{-3}，相应的 σ_t =27.81

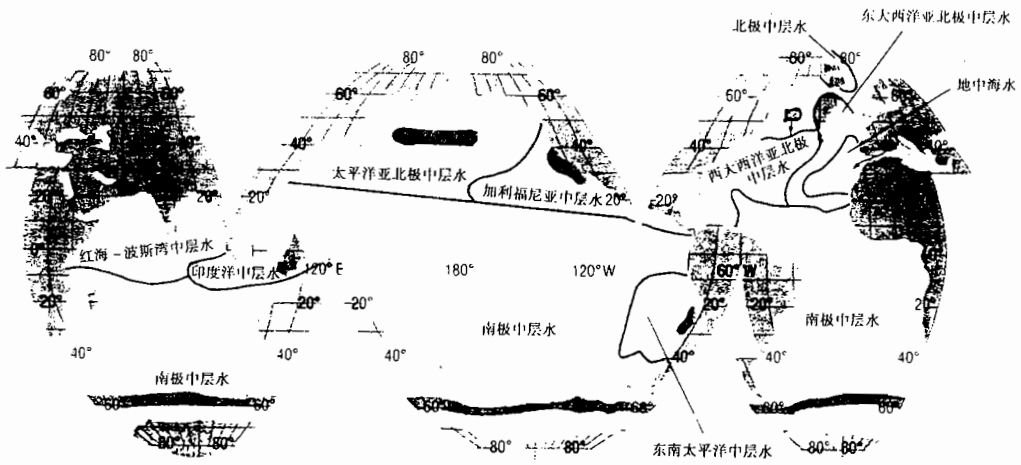


图 2.15　约位于 550 m 到 1 500 m 深度之间的中层水团的全球分布。水团源区用深蓝色标出。①太平洋亚北极中层水；②加利福尼亚中层水；③南极中层水；④东南太平洋中层水；⑤红海—波斯湾中层水；⑥印度洋中层水；⑦北极中层水；⑧东大西洋亚北极中层水；⑨西大西洋亚北极中层水；⑩地中海水

为 35 时大约为－1.9 ℃)。相反，淡水(盐度＝0)最大密度的温度为 4 ℃，随着温度降低到 0 ℃——淡水的冰点，水的密度变得越来越小。这是淡水和海水之间的根本不同，它对于海洋环流和海洋生命具有重要的影响。

密度最大最深的水团主要来源于南极周围，或格陵兰岛和冰岛附近(图 2.17)。在高纬地区的冬季，表层水变得较冷，因海水密度继续增大直到冰点，这些水就会持续下沉直达到冰点。当海冰形成时，冰比海水的盐度低，因此海水的盐度升高，密度进一步增大。正是这高密度的极地水下沉，在中等深度处(南极中层水，北大西洋深水)或沿着海底(南极底层水)流向赤道(图 2.17)。尤其南极底层水贯穿距离大，直到大西洋和太平洋的北部。深层水在风驱动混合下最后返回表层，于是在表层水和深层水之间有一个连续的、且极缓慢的(时间尺度从几百年到一千年的量级)循环。

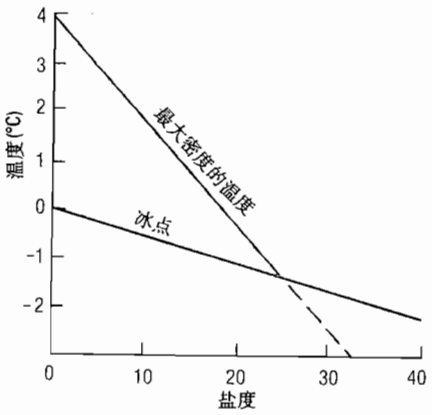


图 2.16　海水冰点温度和最大密度温度是盐度的函数

在温带冬季，在深的开阔海洋上变冷的表层水持续下沉，且从来不会达到冰点。于是除了像在加拿大东部的圣·劳伦斯湾那样浅的边缘海之外，海洋表层没有冰的出现。相反，淡水湖泊和池塘里的水从顶部到底部可以冷到 4 C(它最大密度的温度)。若再冷的时候，湖中的表层水变轻且浮在上面，垂直环流停止。然后表层水可以持续变冷直到冰点，比较容易形成表层冰封。

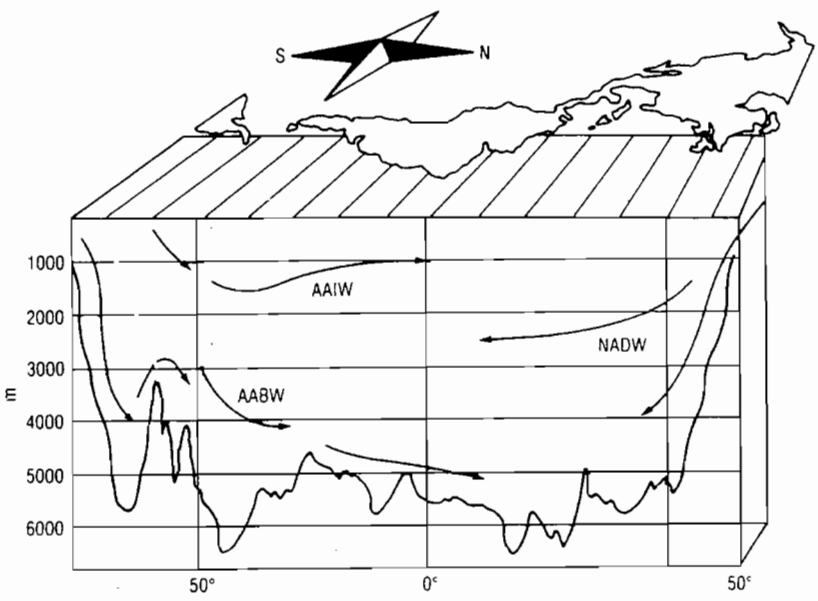


图 2.17　表征极地中层和深层水团的形成和运动的大西洋横断面图
AABW，南极底层水；AAIW，南极中层水；和 NADW，北大西洋深水

问题 2.7　你认为相对低盐(<34.5)的北极表层水对结冰会有怎样的影响？参见图

2.16。

当密度大的海水从表层下沉时，海水水平运动进入正在下沉的区域，别处的海水上升来完成这个循环。海水的水平或垂直运动一般称作**平流**。因为海洋中水量是固定的，所以在给定海域海水不能累积或迁移，除非那些海域之间有水的运动。水的下沉称为**下降流**，水的向上运动称为**上涌流**（或上升流）。下降流将富氧表层水输送到深层，上涌流将基本的营养盐（如硝酸盐、磷酸盐）带回到真光层（带），供植物用来生产有机物。因为上涌流对于海洋生产力非常重要，在 3.5 节将更详细地讨论。

2.5 压力

水静压是海洋中另一个对生命有影响的物理环境因子。压力决定于在特定的深度处单位面积上水柱的重量。但对本书而言，压力和深度之间的关系考虑为线性是有效的，尽管实际上压力也受随深度增大的密度影响。

压力能够用多种单位来度量。图 2.18 用每平方米牛顿（$N\ m^{-2}$）表示压力。在 10 m 深处，压力为 $10^5\ N\ m^{-2}$，约等于一个大气压或一巴，这个单位是生物学家（和斯库巴潜水员）所惯用的单位。这是最容易记忆：随深度每增加 1 m，压力增加十分之一巴（$=10^4\ N\ m^{-2}$），或每 10m 增加一个大气压。

无论使用哪一种压力单位，显然许多生活于深水的海洋生物承受很高的压力。在最深的海盆中，生物在超过 1 000 atm 标准大气压，atm，巴 bar 为废弃单位，改用帕 Pa 或 hPa，1 atm＝1013.25 hPa，1 ba＝100 kPa）的压力下生活。也有些海洋动物日垂直移动距离在几百米以上，于是经受着相当大的压力变化。

因为在高压下采集深海种类和实验室中维持其在深水处的压力很困难，所以生物的压力效应仍然是有点不确定的。还有，很难把静压对深海动物代谢的影响和低温及黑暗生活环境对它的影响区别开。然而，众所周知，液体在高压下只能轻微地压缩，而气体却有很高的可压缩性。这意味着具有充气结构的动物，像有些鱼类的鳔，可显著地受到压力变化的影响，而缺少这种结构的动物可能更适应深度的变化。呼吸空气的海洋哺乳类，具有充满气体的肺，已演化出各种各样结构上的生理上的适应，使它们可作深潜。更普遍地讲，实验已证明，许多浮游生物对压力是敏感的，通过向上或向下游动对实验室控制的压力变化作出反应。在深海永久性生活的动物没有充气器官，对高压生活有特殊的

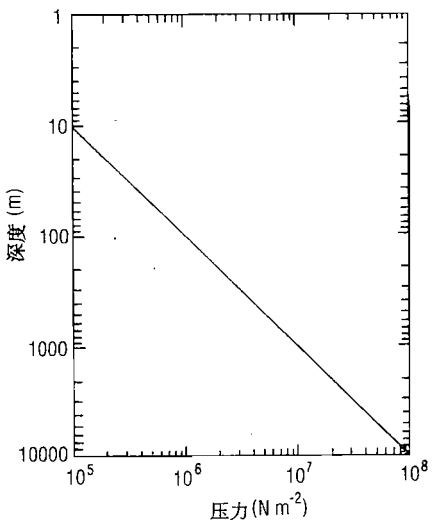


图 2.18 压力和深度的关系。适应数字的变化范围，二者用对数坐标形式。

生化适应。

某些动物(底栖种和浮游种)在海中确实分布的深度范围变化很大,这些种类叫广深种。另一些种类不能忍受压力变化,只限于生活在很窄的深度范围内,这些种类称为狭深种。事实上,有些狭深种类只限于深水区域,似乎它们的正常发育需要高压。

2.6 表层流

海洋中主要的表层流由盛行风所驱动(图 2.19),于是,它们与主要风系统密切相关。然而,地球的向东旋转修正了水运动方向,在北半球向右偏转,产生了趋向顺时针环流的图型。在南半球,向左偏转,主要海流逆时针运动。

图 2.19 标明了北大西洋和北太平洋主要的顺时针环流。赤道北部持续的东北信风使水向西流动,形成了两大洋的北赤道流。当这些水团到达大陆陆地地块就向北转,形成大西洋的墨西哥湾流和太平洋的黑潮。在北纬约 40°,盛行西风有助于折向东流,紧接在大西洋水流向南形成加那利海流,在太平洋形成了加里福尼亚海流而完成大洋环流。

在南半球海洋环流循逆时针方向流动,宛如从镜中看到的北半球的镜像。东南信风产生了西向流动的南赤道流,它的大部分向南左偏沿着南美东部(巴西海流)和澳大利亚东部流动(东澳大利亚海流)。水流在大西洋沿着非洲西部,在太平洋沿着智利和秘鲁向北流,最后重新汇入南赤道流。

所有这些环流,与沿着大洋东部边界的流相比,沿大洋西边界的海流窄、深而快。例如,墨西哥湾流和黑潮是西边界流,其流速达 200 cm s^{-1}(cm/s),几乎比东部的流速快 10 倍(加那利流或加里福尼亚流的流速<20 cm s^{-1})。由于这些巨大水体的循环流动,它们与其他水体混合,它们的特性也逐渐发生变化。例如,冷、低盐的拉布拉达寒流与暖而高盐的湾流的相遇和混合就是一个例子(图 2.19)。

问题 2.8 图 2.19 显示了一个不受大陆阻隔,连接大西洋、太平洋和印度洋三大洋环绕全球的东向流动的表层流。这表层流的名称叫什么?位于何处?

2.6.1 海流的生物学意义

大洋环流的问题是物理海洋学的主题,这里对表层流给出的生成力的描述远不是完整的。然而,这里给出了环流的基本图型,因为水的运动极大地影响着生物的生产力。当海流相遇并混合时,或遇到大陆陆地地块、大河、或流过较浅水域时,会产生各种各样的垂直环流图型,它影响着浮游植物可利用的营养盐的分布。3.5 节将探讨引起这些生产力地理差异的机制。大洋海流图型也影响浮游和底栖海洋种类的地理分布。

海洋形成了在地球表面运动的动态流体环境,这对生物海洋学家提出了最困难的难题之一。因为对任何值得重视的时间周期,不可能跟踪同样的浮游生物群落或种群。在一个特定地点取的水样,将不会与同一位置 1 个小时后取的水样相同。即使是由漂浮浮标或浮标标志的一片表层水,在水柱下栖息的动物也随着深度位置的改变而有变化。通过这种改变,它们可以进入与表层水相比流速不同和运动方向不同的水团。这就是为什么许多需要长时间周期取样的生物过程,例如浮游动物的生长率,是在实验室中用俘获动物来测

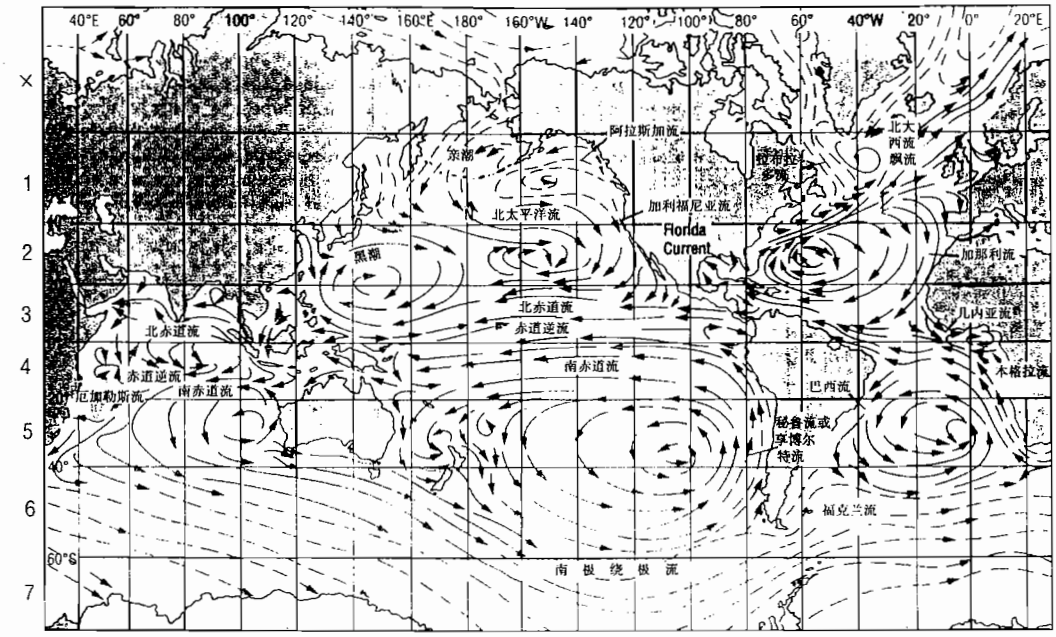


图 2.19　北部冬季大洋的主要表层流(虚线箭头表示冷流(寒流),实线箭头表示暖流。①亲潮;②阿拉斯加流;③北太平洋流;④加利福尼亚流;⑤黑潮;⑥北赤道流;⑦赤道逆流;⑧南赤道流;⑨厄加勒斯流;⑩秘鲁流或亨博尔特流;⑪南极绕极流;⑫福克兰流;⑬巴西流;⑭本格拉流;⑮几内亚流;⑯加那利流;⑰拉布拉多流;⑱北大西流飘流

量,或用间接方法来推测。

2.7　第二章总结

1. 到达海洋表面的阳光总量随一天的时间、季节、气候的不同而变化。进入海洋表层的约 50%的太阳辐射是在可见光范围内(波长约 400～700 nm),这几乎和植物光合作用所用的光波长一样。在海洋表面光合有效辐射(PAR)强度范围从零(黑暗里)到太阳直射时的 2 000 $\mu E\ m^{-2}s^{-1}$。

2. 不同波长的光是在水的不同深度被吸收和散射,并且它们有不同的消光系数,在清澈的水中,红光衰减最快,蓝光穿透最深。任何一光波长穿透的深度,部分地取决于水中悬浮颗粒和叶绿素的量。

3. 根据光在海水中的穿透情况,给出了三个生态带的定义。真光带是植物生长有足够光的区域,在最清澈的大洋水中,从表层延伸至最大约 150 m 深处。它的下限称作补偿光深度,这里的光仅够植物光和作用与其 24 小时内呼吸作用相平衡。弱光带只有很微弱的光照,有足够的光可以看见,但不足于供给植物的生产。最深最大的带为无光带,是一个延伸至海底的黑暗区域,惟一的光源是有些动物的生物发光。

4. 红外线的波长光在海表层几米内被吸收,它是海洋热量的主要来源。海表层温度随纬度不同而变化并且有季节性波动,但保持在一个中等范围,约在 40℃至－1.9℃,后

者是盐度为 35 时海水的冰点。

5. 海洋的许多部分存在着热分层，它包括几乎为均一温度的混合上层水、温度急剧下降的永久性温跃层和下面的来自极区表层下降的冷的深层水。

6. 在季节性显著的中纬度海域，春季和夏季在表层水形成季节性温跃层。这些温度急剧变化的带，是因为风的减小降低了水里的混合量时，增强的太阳辐射升高了表层温度而形成的。

7. 开阔海洋的平均盐度按重量约为千分之三十六，10 种主要离子构成海洋中所有溶解物质的 99.99%的重量。在很少有水交换的近岸或隔离区域，其盐度变化幅度大，从半咸水中的约 5 到 35，到像红海和有些浅的泻湖这类高盐区的超过 40。盐度的变化主要是由蒸发(升高盐度)和降水(降低盐度)引起的。

8. 虽然总盐度是可变的，但主要的溶解离子却不受生物或化学反应的明显影响，并且这些溶解成分的相对比例保持不变。

9. 盐度和温度的综合特性用来定义水团。每一个大的水团都有一个不同的起源，并且形成特有的环境，支持着独特的浮游生物群落。

10. 盐度、温度和压力决定了海水的密度。海洋表面密度变高会导致海水下沉。高纬地区形成的高密度水，下沉形成了海洋底部水团。这一过程对维持各个深度的氧浓度是重要的。风成混合部分地造成水的上涌，它的重要意义在于将生物必需元素返回表层水中，在那里被植物的光合作用所利用。

11. 相对于淡水而言，海水中的含盐量降低了最大密度海水的温度，也降低了海水的冰点。这不仅仅导致了冬季极区水的下沉，除了在极区和浅的高纬边缘海之外，它也阻止了海冰的形成。

12. 海洋表层流是由全球风系产生的，并且地球转动修正了它们的方向。这形成了北部海洋的顺时针运动的环流，和南半球逆时针的环流。运动的模式和这些流的混合产生了不同生物生产力的地理区。水的水平运输也决定了许多海洋生物种的地理分布。

13. 水静压随深度呈线性增加，速率为 0.1 atm m^{-1}。在最深的海域，生物生活于超过 1 000 atm 的压力下。

试回答下列问题以巩固对本章的理解。

问题 2.9　在 2.1.2 节，给出浮游植物的补偿光强(I_c)范围介于 1～10 $\mu E\ m^{-2}s^{-1}$。这些值用瓦特 m^2 计算是多少？(参看附录 2 的转换因子)。

问题 2.10　大部分海洋动物(包括底栖的和水层的)是变温的，但多数陆地动物(鸟、哺乳类)是恒温种类。你能想出解释这些差别的理由么？

问题 2.11　参照图 2.11 所示的全球范围的表层盐度(a)解释赤道地区的低盐值(34.5)。(b)为什么在南极(57°S)表层水盐度比北极(57°N)高？

问题 2.12　参照图 2.14 说明高或低的哪种温度与高或低的哪种盐度相结合会使水的密度最大？

问题 2.13　复习本章所学的关于非生物环境因子，并用光、盐、温、压和相对密度来描述 2 000 m 以深的深海环境。

第三章　浮游植物和初级生产

海洋中的绝大多数植物是各种类型的浮游单胞藻类，统称为浮游植物。尽管有些足够大的浮游植物可用细网目网进行采集，但许多微型浮游植物只能用过滤和离心大量的水样来获得。有些大洋海区也有着大型的漂浮藻类，马尾藻海的马尾藻(*Sargassum*)就是众所周知的例子，但在地域上它们是很有局限性的。类似地，底栖藻类，包括附着的大型海藻，由于光随深度的增加而快速衰减，只限于在沿岸浅水区的分布。相反，浮游植物遍及所有海洋的有光区，包括极区的冰下。浮游植物是海洋中的优势植物，它们在海洋食物链中起着头等重要的作用。

3.1　分类论述

现已描述的海洋浮游植物约有 4 000 种，而且新种还在不断地增加。表 3.1 列出了浮游植物主要类群的分类表，但下面只讨论某些了解比较清楚的类群。

表 3.1　海洋浮游植物的分类

纲	普通名称	优势水域	常见属
蓝藻纲	蓝绿藻	热带	颤藻属
(蓝细菌)	(或蓝绿细菌)		
红藻纲	红藻	冷温带	*Rhodella*
隐藻纲	隐鞭藻	沿岸	海隐藻
Cryptophyceae	Cryptomonads	沿岸	*Cryptomonas*
金藻纲	Chrysomonads	沿岸	*Aureococcus*
	硅鞭毛藻	冷水	*Dictyocha*
硅藻纲	硅藻	所有水域特别在沿	圆筛藻属
(Diatomophyceae)		海水域	角刺藻属
			根管藻属
Raphidophyceae	Chloromonads	半咸水	*Heterosigma*
Xanthophyceae	黄绿藻	—	很少
Eustigmatophyceae	—	河口湾	很少
Prymnesiophyceae	Coccolithophorids	大洋性	*Emiliania*
	Phymnesiomonads	沿岸水	*Isochrysis*
			Prymnesium
Euglenophyceae	Euglenoids	沿岸	*Eutreptiella*
Prasinophyceae	Prasinomonads	所有水域	*Tetrasalmis*
			Micromonas
绿藻纲	绿藻	沿岸	稀少
Pyrrophyceae	甲藻	所有水域	角藻属
(扁甲藻)		特别在暖海	膝沟藻属
			多甲藻属

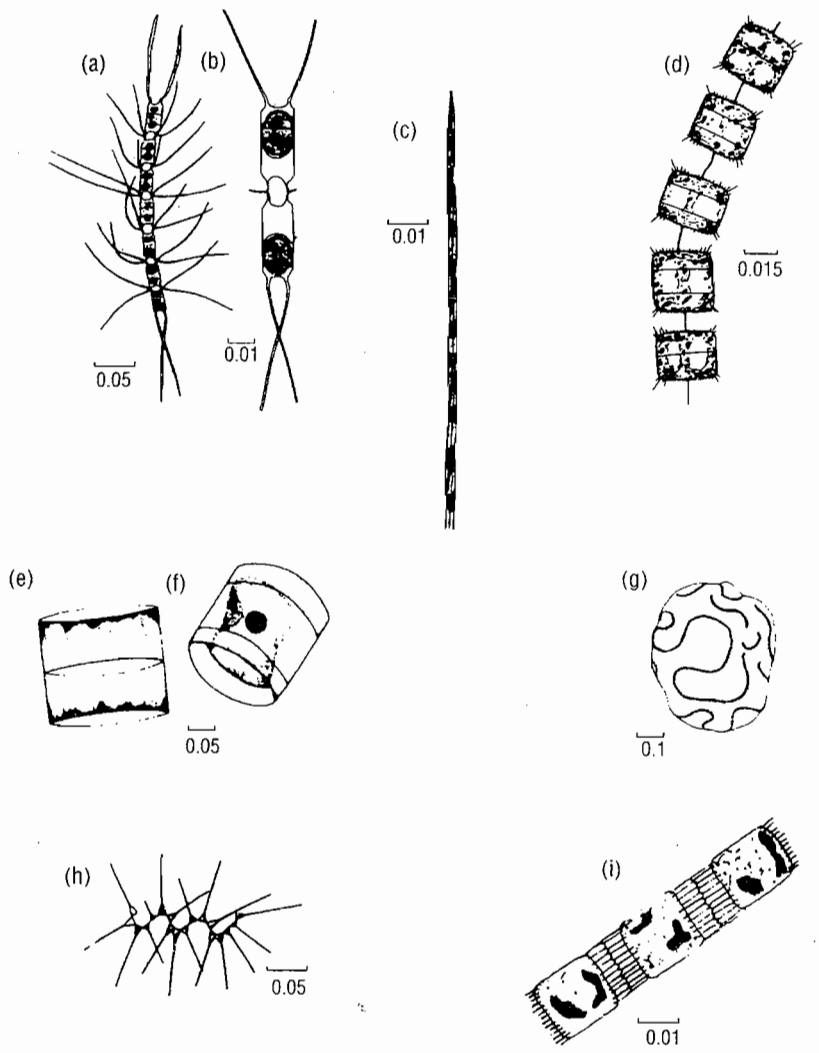


图 3.1　硅藻

(a)典型的垂缘角毛藻形成链状群体　(b)垂缘角毛藻上带有休眠孢子

(c)尖刺菱形藻细胞分裂形成链状,(d)鼓胀海链藻的群体

(e)圆筛藻示明硅藻细胞的两瓣,(f)威氏圆筛藻侧面观

(g)聚生角毛藻的链状群体呈胶团状,(h)日本星杆藻的链状群体

(i)中肋骨条藻的链状群体,(所有标尺以 mm 表示)

3.1.1　硅藻

硅藻(图 3.1)属于硅藻纲,是浮游藻中研究最详尽的类群,且往往是高纬度和温带区占优势的浮游植物。硅藻为单细胞藻,细胞大小约 2 μm 至 1 000 μm 以上,有些种形成较大的链状或其他形式的集合体,其中个体细胞之间由粘质线或刺连接在一起。所有的种都具有外骨骼或硅藻壳,由硅质构成并基本上形成两瓣。骨骼中的硅质占细胞干重的 4%～

50%。硅藻壳因种而异通常带有刺、孔、沟以及肋等结构。自白垩纪(大约1亿年以前)以来,硅藻在海洋中一直是丰富的,经过漫长的地质年代,沉积的硅藻壳已形成称为**硅藻软泥**的海底沉积。

硅藻有两种已被确认的类型:羽纹型和辐射型。羽纹型硅藻呈伸长形,多数是底栖生活的,但在有些海区,少数浮游藻和菱形藻属(*Nitzschia*)(图3.1c)也很丰富。辐射型藻有两个瓣,围绕一点呈辐射状或向心状排列,浮游生物中最常见,已知有1 000多种。角刺藻(*Chaetoceros*)、小圆筛藻(*Coscinodiscus*)、骨条藻(*Skeletonema*)和海链藻属(*Thalassiosira*)为最习见的辐射型藻属,图3.1列举了某些种。

浮游硅藻没有任何运动结构,通常无能力独立运动。对硅藻和其他浮游植物来说,至关重要的是保持在有光的表层,以便进行光合作用,为此,这些藻类出现了各种抗击下沉的机制。这包括它们的个体小和一般形态上的适应,因细胞表面积与体积之比决定了它们在水中的摩擦阻力。群体或形成链状也增加了表面积并减缓了下沉速度。多数种可进行离子调节,将内部离子的浓度减至相当于其周围海水的浓度。硅藻也产生并贮藏油类,这种代谢的副产品进一步减小了细胞的密度。实验条件下,活细胞以每日0～30米的速度下沉,但死细胞下沉的速度要快两倍多。自然海水中,表层水的湍流在将浮游植物保持在能接受充足阳光的近表层上也是很重要的。

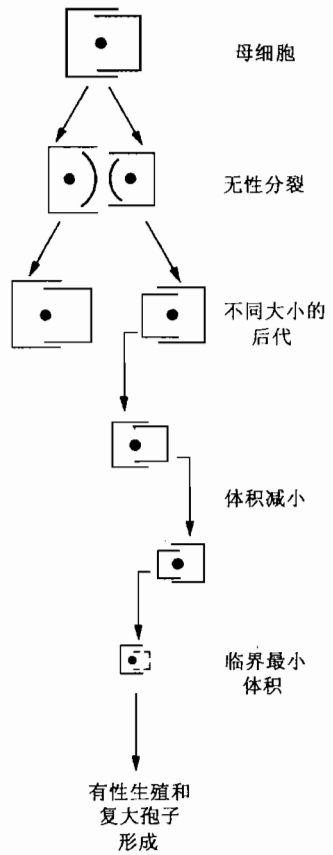


图3.2 硅藻的生活史

硅藻通常的生殖方式是简单的无性分裂,即核分裂成2个,硅藻壁的两瓣壳也分开,形成的每一个子细胞长出一个新的硅藻内壳(图3.2)。这种分裂形成两个大小略不等新细胞,由原来内壳形成的子个体略小于由原来外壳形成的子个体。在最佳条件下,无性分裂能导致快速的种群增长。然而,随着重复的分裂,有些后代的大小会减小。

当硅藻达到某个临界最小体积时,通过形成一个缺少硅质骨骼并仅含有一半遗传物质的细胞,来进行一次有性生殖。这样的细胞融合成一个配子体并膨大产生一个**复大孢子**。其后,形成较大的细胞并最终产生一个正常形状和大小的硅藻壳。然而,硅藻的有性生殖并非一定需要细胞减小后才进行。

有些硅藻,特别是生活在相对浅水的近岸(浅海)种,在恶劣的环境条件下可产生**休眠孢子**(图3.1b)。即正常细胞的原生质变得浓缩并以硬壳围绕。这种厚实的孢子下沉至底部,保持休眠状态,当条件有利时,又可发育成一个正常的浮游生物细胞。

3.1.2 甲藻

仅次于硅藻的第二个数量最多的浮游植物类群是甲藻门的藻类，一般称作**甲藻**(图3.3)。大多数这类单胞藻单独地生活；只有少数种形成链状。与硅藻不同的是甲藻有两根鞭毛或鞭状的附丝，因而可以活动。

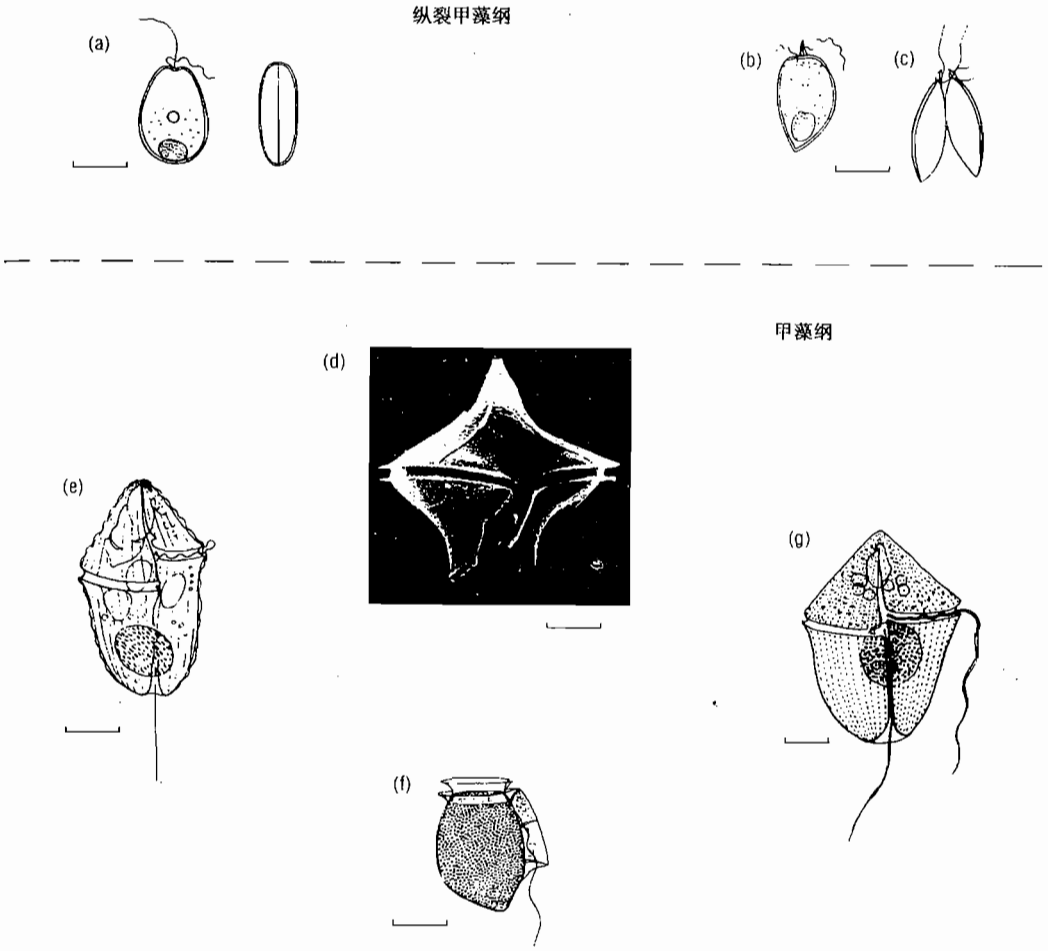


图3.3 甲藻 (1)纵裂甲藻纲 (2)甲藻纲
(a)海洋原甲藻的正面和侧面观 (b)闪光原甲藻 (c)正在分裂的闪光原甲藻
(d)原厚甲多甲藻 (e)一种裸甲藻(*Gymnodinium abbreviatum*) (f)渐尖鳍藻 (g)脆弱漆沟藻
(所有标尺=0.02mm)

不同种的甲藻利用不同的能源。只有某些甲藻种是严格**自养**的，通过光合作用制造有机质并获得它们全部所需能量。其他种则进行**异养生产**，即依赖摄食硅藻和小的浮游动物来满足它们的能量需求。实际上，约50%的甲藻是严格异养型，缺少叶绿体，不能进行光合作用，这些种形成浮游动物的一部分，将在4.2节中予以讨论。某些甲藻是混合营养型，既有自养又有异养的能力(参看4.2节)。还有一些甲藻种是寄生的或共生的(如8.6.4

节)。据估计,有 1 500～1 800 种自由生活、浮游性的甲藻。

习惯上把甲藻分成有壳种和裸露种,前者有一个较厚的纤维质细胞壁,后者是裸露的,无细胞壁结构。分类上甲藻分成纵裂甲藻纲(*Desmophyceae*)和甲藻纲(*Dinophyceae*),前者是一个小类群,其特征是前端生出 2 根鞭毛(图 3.3a,b),细胞壁由两个纵瓣构成,无性生殖时两瓣分裂成两个等大的新细胞(图 3.3c)。原甲藻属就是纵裂甲藻纲中一个常见的浮游生物的属。

浮游甲藻的大多数种构成了甲藻纲(图 3.3d～g),大多数是有壳种。其特征是细胞被一横沟分成前后两半。有两条鞭毛,一条由细胞向后伸展,另一条在横沟区绕细胞横伸。在这些有壳种中,细胞壁分成许多分离的纤维素板,各小板均装饰以小孔和(或)小刺。习见的有壳属包括角藻属(*Ceratium*),原多甲藻属(*Protoperidium*),膝沟藻(*Gonyaulax*)和鳍藻属(*Dinophysis*)。裸甲藻属(*Gymnodinium*)是习见的裸甲藻类,属于甲藻纲。

甲藻的生殖通常是简单的无性分裂,细胞斜分裂形成两个等大的细胞。壳壁可以分裂,每一个新细胞形成新的一半,或细胞分裂之前壳壁消失,然后每一个新细胞形成完整的一个新细胞壁。当环境有利于这类藻类的发育时,无性分裂会导致种群的快速增加。由于甲藻适应于在较弱光和营养盐贫乏的条件下生活,因此它们继硅藻的水华之后,时常在夏季或秋季数量丰富。上述特征的部分原因是甲藻在水体中有垂直运动的能力;昼日时,它们能在已被快速生长的藻类耗尽营养盐的光照表层水中进行光合作用,而在夜间它们移至较深处利用较丰富的营养盐。同样的原因,在分层的营养盐贫乏的热带和亚热带水的浮游植物中,甲藻的数量往往最多(参见 2.2.2 和图 3.9)。

有性生殖至少也出现在甲藻的有些种类。有性生殖时产生厚壁的休眠**孢子**沉入海底可存活数年。当环境条件适宜时,胞子萌发形成游动的细胞。

在有利的条件下,当浮游植物种的数量突然大量地增加时,便形成**浮游植物水华**。在有些情况下,甲藻能快速繁殖,使其密度很高,其淡红—褐色素使海水看起来带色,形成所谓**赤潮**(red tides)(参看 3.1.3 节蓝藻纲)。红色水也可以因无毒的或含有强毒的甲藻的高度密集而形成(见下文)。总之,赤潮始自甲藻数量的突然增加。当细胞的浓度达到 $0.2\sim0.5\times10^6$ 个细胞 L^{-1} 时,水体可显色,随着"水华"的发展,细胞浓度会超过 10^8 个细胞 L^{-1}。当必需的营养盐被甲藻所耗尽时,水华衰退,细菌对大量有机质的分解耗尽了可利用的氧,由于氧浓度的下降而导致鱼类的死亡。无氧条件的形成并不仅仅是甲藻水华的结果,也会由浮游植物的其他类型的水华所引起。

有些赤潮也可由产生各种神经毒素的种,统称作**岩贝毒素**种类 *Alexandrium*,*Pyrodinium* 和裸甲藻属所引起,该毒素的毒性为马钱子碱的 50 倍及氰化物的 10 000 倍。即使当浓度低于使水着色的浓度,这些甲藻对有些动物和人体也是有毒害的。当甲藻生长和繁殖时,它们在其细胞内累积岩贝毒素,其中有些毒素被释放到水中。有些浮游动物和滤食性贝类像蛤类、贻贝、扇贝和牡蛎也摄食有毒的甲藻类。浮游动物和贝类可在其自身的细胞组织内累积和浓缩岩贝毒素,并保持在体内相当长时间而未显示其有害的影响。然而,脊椎动物,如鱼类,对岩贝毒素是敏感的,可以因摄食含有岩贝毒素的浮游动物而致死。在严重时,海鸟甚至海豚和鲸类也因累积在它们食物内的岩贝毒素而致死。

岩贝毒素对人体的最小致死剂量是每千克体重 7～16 μg,即使食用一个有毒的蛤

类，也足以会因**麻痹性贝毒**(或PSP)而致死亡。岩贝毒素是热稳定的，由此，煮食贝类并不能破坏这种神经毒素的效力。在北美有历史的医疗记载中，大约有1 000例这类中毒的病例，其中有¼死亡。最早的一个记载发生于1793年6月15日加拿大西海岸，当时1人死亡4人中毒，是"C. G. V"船上的船员食用有毒贻贝而造成的。1799年远征阿拉斯加的俄国人因食有毒的贻贝，导致100人死亡。在北美两岸、中美洲和菲律宾，也存在麻痹性贝毒(PSP)中毒问题，欧洲、澳洲、南非和日本也有类似事件。据报道，1987年在加拿大东部，发生了因食用有毒贻贝而致3人死亡和105人急性中毒的事件。这里，神经毒化合物被鉴定为**domoic酸**，它源自一种硅藻，即伪菱形藻属(*Pseudonitzschia*)，以前这种藻被认为是无害的。发达国家特有的监测计划，即一旦测定出水中或贝类组织中有毒素时，允许关闭被污染的贝床(自然的或养殖的)；由藻类引的贝毒中毒和死亡事故发生率在发展中国家的沿海一带是比较高的。

和人们健康有关的**西加鱼毒**(CFP)问题见于热带和亚热带国家。那里一些有毒的甲藻附着于海藻上，以海藻为食的鱼类摄食了甲藻，并在组织内积累这种毒素，然后通过食物网转移至肉食性鱼类，最终转移到食用这种含毒素的鱼类和人类。其征状从轻度的头晕、恶心到痉挛、麻痹，严重者死亡。据估计，CFP比海洋食品中任何其他含毒的生物引起人的病患更多，每年大约有10 000至50 000人受到感染。

3.1.3 其他浮游植物

颗石藻是单细胞浮游植物，它是微型浮游生物的组成部分(图1.2)，150种左右中的大多数小于20 μm。其突出的特征是外壳由称作颗石的钙质板组成。这些钙颗石的形状和排列可以用于种类鉴定。颗石累积在底部沉积是隆起的底质的主要成分，称作白垩质。它形成有名的多佛白色大峭壁。如同甲藻，颗石藻具有两根鞭毛，尽管在它们的生活史交替中包括缺少鞭毛的非运动阶段。虽然颗石藻也分布于沿岸带和大洋水，而且时常接近表面，但大多数种出现在暖海，适于光亮度较弱的海水环境中成长；有些种在水深100 m处的清澈的热带大洋，可达最大的丰度。然而，*Emiliana huxleyi* 可能是海洋中分布最广的颗石藻，除极区以外的所有海洋中均能见到。它有时形成巨大的水华，一次在北大西洋观测到水华面积达(1 000×500) km^2 的海面，其面积大致相当于英国的大小。颗石藻的生殖是通过纵分裂，壳分裂，其后一个新细胞重新形成一个完整的壳。然而，这一类群的生活史复杂，可能包括几个不同的阶段类型。

Prymnesiophyceae类群中与颗石藻相类似的还有几个重要的浮游植物类群，它们缺少颗石而且外形上差别极大。包括几个单细胞和像 *Isochrysis* 能动的属，通常在实验室内培养的一个小型藻类，和形成大的胶质群体的 *Phaeocystis*，能沾污鱼网，并在涨潮时也会污染海滩。*Prymnesium* 是低盐水种类，因为它防碍了鱼鳃对气体的交换，而成为挪威沿岸养殖鲑鱼死亡的主要原因。

金藻门或金褐藻类中研究最详尽的海洋种类是**硅鞭藻**，它的内骨骼由硅质骨针构成。这些单鞭藻个体小(10～250 μm)，含有非常丰富的黄—褐色叶绿体。硅鞭藻中只有少数种为人们所了解，一般在寒冷水域最丰富。

在分类系统中的其他部分是由许多小型、裸露和有鞭毛的浮游植物种类所组成(表3.1)。其中有些种是十分稀少，其余的一些种人们了解甚少，是由于它们缺乏硬质的骨骼

结构，给采集和保存这类很小的细胞（包括超微型 0.2～2 μm）带来诸多困难造成的。有些鞭毛藻采集时活着，但当过滤或被保存时就分解破碎了。然而，有些微小的浮游植物数量很大，并在生态循环中很重要。

浮游植物中有些最小的，也有一些是最大的种属于**蓝细菌**（也称作**蓝绿藻**或**蓝绿细菌**）。单一属 *Oscillatoria*（以前称 *Trichodesmium*）是大家所熟悉的，在热带大洋很重要。这种海藻有时细胞相互连接形成一条长丝状；有时丝状集合成丛状形成直径几毫米的大型束。不像其他一些浮游植物只利用化合状态的氮，如硝酸盐、亚硝酸盐和氨，对这一属的兴趣在于它能利用并固定溶解的气体状态的氮（N_2）。固氮特性可解释为什么 *Oscillatoria* 能较成功地生活在热带海洋中，那里可供其他藻类正常利用的氮源浓度很低。因氮似乎不是另一个海洋蓝细胞属（*Synechococcus*）的生理特征，这是一些超微型浮游生物（图 1.2）；它在温带和热带海洋的沿岸和大洋水的真光带内数量丰富。它的浓度可达到 10^6 细胞 mL^{-1}，如此高浓度且在其他较大型浮游植物不存在的情况下，这单一的属在海洋初级生产力中会起主要作用。近来科学家们已发现了更小的（0.6～0.8 μm 直径）进行光合作用的生物，名为**原叶绿藻**（Prochlorophytes），它们与蓝细菌十分接近，分布在沿岸和大洋水域。尽管该类生物的生态学研究的很少，显然，原叶绿藻属在赤道太平洋的总初级生产中占有重要的位置。

问题 3.1　假定是球形，多少个直径为 1 μm 的 *Synechococcus* 细胞在体积上等于直径为 50 μm 的一个甲藻细胞？

3.2　光合作用和初级生产

浮游植物是水层系统中占优势的**初级生产者**，通过**光合作用**将无机物（如硝酸盐、磷酸盐）转换成为新的有机化合物（如脂肪和蛋白质），由此启动了海洋食物链。光合作用在一定时间内形成的植物组织量一般称作**初级生产量**，所以称初级生产是因为光合作用生产是大多数海洋生产的基础。如我们在 5.5 和 8.9 节中将要看到的，还有其他一些类型的初级生产，如通过化能合成机制制造有机质的细菌，但在海洋中，就整体而言，这些是不重要的。

尽管涉及许多步骤，光合作用的化学反应可以非常概括地总结如下：

$$6CO_2 + 6H_2O \xrightarrow[\text{（需光）}]{\text{光合作用}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

二氧化碳　水　　碳水化合物　氧

$$\xrightarrow[\text{（需代谢能）}]{\text{呼　吸}}$$

为海藻所利用的 CO_2 可以是游离溶解的 CO_2，或结合态的碳酸氢根或碳酸盐离子（参看 5.5.2）。大洋水中 CO_2 总量（所有三种形式的 CO_2）大约是 90 mg CO_2 L^{-1}，这一浓度足够高，对浮游植物的光合作用不起限制作用。这种类型的生产，牵扯到将 CO_2 还原成高能的有机物质，也称作**自养生产**；自养生物不需要有机物质作为能源。注意，这一过程不

仅导致植物碳水化合物的生产，而且也产生了游离的氧（由水分子产生并非来自 CO_2）。逆反应是**呼吸**，是一个氧化反应，即打开碳水化合物的高能键而释放出代谢所需的能量。所有生物，包括植物，都进行呼吸作用。光合作用只能在白日内进行，呼吸则在光亮和黑暗周期内均进行。

阳光能用来驱动光合作用过程，辐射能转换为化学能依赖于特殊的光合作用色素，这种色素通常存在于海藻的叶绿体上。优势的色素是**叶绿素**-a，但叶绿素-b，c 和 d 加之**辅助色素**胡萝卜素，叶黄素也见于许多种，其中有些色素也与这种转换有关。所有这些具有光合作用活性的色素，所吸收的光其波长范围均为 400～700 nm（PAR），但每一种色素都显示了不同的吸收光谱。图 3.4a 是叶绿素-a 的吸收光谱，这是一种最常见的色素；吸收峰值出现在红（650～700 nm）和蓝紫（450 nm）范围。图 3.4b 示几种辅助色素的吸收光谱。这些辅助色素占优势。往往遮掩了叶绿素的绿色，因此许多浮游植物呈现褐、金色或甚至是红色。

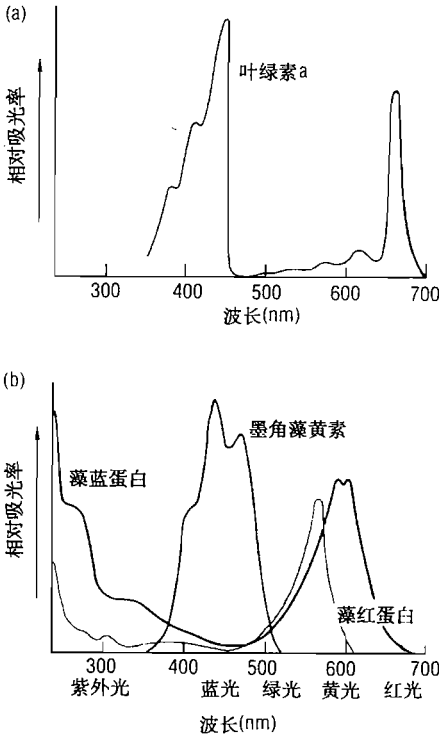


图 3.4 （a）叶绿素-a 的吸收光谱
①相对吸光率 ②叶绿素-a ③波长（nm）
（b）辅助色素墨角藻黄素（一种叶黄素），
藻蓝蛋白及藻红蛋白（胆藻素）的吸收光谱

问题 3.2 某些浮游（和底栖）藻含有大量辅助色素以及叶绿素。参看图 3.4a，b 和图 2.4 并指出这些色素对有关的海藻有什么生态学意义？

当叶绿素或其他光合作用活性色素吸收光时，色素分子中的电子获得了高能级，然后电子中的这种能量，在一系列的反应中被转移，其中 **ADP**（二磷酸腺苷）变成较高能的 **ATP**（三磷酸腺苷），并形成一种称作还原型辅酶Ⅱ（$NADPH_2$）的化合物。这些反应全部依赖于光能包含辐射能转换为化学能，称作光合作用的**光反应**。

光反应不可避免地与一系列不需要光的反应紧密联系，统称作光合作用的**暗反应**。这些反应包括还原型辅酶Ⅱ将 CO_2 还原并需要 ATP 的化学能，以便产生高能碳水化合物（通常是多糖）和其他有机化合物如脂肪。此外，硝酸盐（NO_3^-）的还原产生氨基酸和蛋白质。

注意，在光合作用的反应中，形成了含有氮和磷及其他由 CO_2 和水的成分所构成的化合物。浮游植物也同所有植物一样，对这些元素有一个绝对最小需求量。氮通常以溶解的硝酸盐、亚硝酸盐和氨的形式被浮游植物细胞所吸收；磷通常以溶解的无机形式（正磷酸根离子），或有时以溶解的有机磷形式被吸收。同时也需要其他一些元素，如溶解的硅，

对硅藻形成硅藻壳是绝不可少的。此外，也需要一些维生素和其他微量元素，所需的类型和数量取决于浮游植物的种类。当光合作用种需要维生素或其他一些有机生长因子时，这种生产称作**营养缺陷型**。在海水中，这里所提到的所有化合物，都以相对低的浓度存在，其浓度大小取决于光合作用速率、呼吸以及其他的生物活动，诸如动物的分泌或细菌的分解。因此，这些必需元素或物质的浓度时常会变的很低，以致限制了初级生产的量。3.4 节将进一步讨论这些问题。

3.2.1 测定生物量和初级生产力的方法

现存量(Standing stock)是指取样时刻内单位面积或单位体积海水内的生物数量。对浮游植物的现存量，通过滤出海水样品中的浮游植物的显微细胞计数，算出单位水体中的细胞数。然而，由于浮游植物的个体大小变化极大，用细胞总数的生态学意义还不如估计它们的**生物量**。生物量的定义是一定面积或体积内所有生物的总重量(个体总数×平均重量)。有可能利用电子技术对浮游植物进行计数和测定其体积，以估计出浮游植物生物量，尽管细胞体积并不始终准确地反映细胞的重量。于是生物量被表达为单位体积水体内浮游植物细胞的总体积(细胞总数×体积= mm^3)。然而，现存量和生物量之间的区别并不是很明显的，这两个术语常被当作同义词。

另一种用来估计浮游植物生物量的实验室方法是测定海水中叶绿素 a 的含量。由于叶绿素 a 普遍存在于所有的浮游植物种且容易测量，故其相对数量，能用以估计浮游植物的生产能力。过滤已知体积的海水，用丙酮将保留在滤器上的植物色素提取出来，叶绿素 a 浓度是通过把样品放在荧光计上测量荧光量，或用分光光度计测量穿过样品光束不同波长的消光来计算。生物量是用单位水体的叶绿素 a 的含量，或在一平方米水面下水柱所含有的叶绿素量来表达。

然而，研究植物物质产生的速率或**初级生产力**，比瞬时测量现存量或生物量，更有生态学的意义。测量海洋生产力的最通用的方法是^{14}C **法**。该方法是将少量已知的放射性同位素(HCO_3^-)加入两瓶含有浮游植物的海水中。一瓶曝露于日光下，它可以进行光合作用和呼吸作用；另一瓶避光，只能进行呼吸作用。经过一段时间培养滤出原始样品，测量其单位时间内吸收的放射性碳量。这种放射性是用闪烁计数器测量的，初级生产力用下列公式求得：

$$\text{生产率} = \frac{(R_L - R_D) \times W}{R \times t} \tag{3.1}$$

式中，R：加入样品的总放射性；

t：培养的小时数；

R_L："光"瓶样品的放射性计数；

R_D："暗"瓶样品的放射性计数；

W：样品中所有 CO_2 类型的总重量(mg C m^{-3})，该量独立测定，用滴定法求出或由样品的盐度相关的特定 CO_2 含量估计出。

生产力定义为单位时间内(h^{-1})单位水体积(m^{-3})内新有机质中固定的碳量(mg)，即表示为(mg C m^{-3} h^{-1})该值变化于 0 至 80 mg C m^{-3} h^{-1}。此法应用于从一系列深度中采得的水样。为计算整个真光带的生产量并有利于比较，将不同深度所得结果积分，以得

出每日每平方米水面下水柱所固定碳量(g C $m^{-2}day^{-1}$)。若单位时间内固定碳量与生物量中叶绿素 a 测量相耦联时,就得到单位时间内生长率的测量〔mg C/(mg chl a h^{-1})〕。这种生产力的测量有时称作**同化指数**(assimilation index)(表 3.2)。

表 3.2 P_{max}和 $\Delta P/\Delta I$ 的代表值。$\Delta P/\Delta I$ 系图 3.5 曲线的初始斜率,且按太阳辐射除以生产率表示;P_{max}以同化指数的最大值给出(看 3.2.1)

P_{max}(同化指数) (mg C mg^{-1} Chl a h^{-1})	备　注
2～14	一般范围
2～3.5	低温,2～4 ℃
6～10	高温,8～18 ℃
0.2～1.0	低营养盐(如黑潮中)
9～17	高营养盐,高温(如热带沿岸水域)
$\Delta P/\Delta I$(初始斜率) (mg C mg^{-1} Chl a h^{-1})/(μE m^{-2} s^{-1})	备　注
0.01～0.02	温带海洋
0.005～0.01	亚热带水域
0.02～0.06	微微型浮游生物(<1.0μm)
0.006～0.13	温带年平均
(年平均,0.045)	沿岸水

上述的^{14}C 法用精细的实验技术可以做得很准确,但同时也有理由对它的精确性提出质疑。例如,暗瓶(R_D)的吸收,假设代表对照以校正光瓶(R_L)的吸收。这种假设,除光合作用外,同样的生物学活动在光瓶和黑瓶中均出现;但事实未必如此。同时,光合作用期内被浮游植物所丢失的任何溶解性有机物质(这一过程称作渗出)没有被测量,因为过滤时流失了。因此,尽管^{14}C 方法是海洋光合作用最为实际的测量,有时也会产生误差。

测量叶绿素浓度并在较大尺度上估算浮游植物的相对丰度还有其他一些技术。如一种产生一定波长的紫外光荧光计会引起叶绿素发射红色荧光,可用于估计一定体积海水中的叶绿素数量。该方法很敏感,在一研究船后拖曳的荧光计(参看图 4.2),能快速地记录海表面大范围的叶绿素浓度。机载或卫星遥感能提供更大范围的浮游植物丰度的信息。该技术的原理是,从海表面反射的可见光谱(400～700 nm)(或 PAR)的辐射强度与叶绿素的浓度有关。由于叶绿素是绿的,海水因叶绿素浓度的增加,而由蓝变绿,相对色彩的差异可用来测量叶绿素的浓度。卫星测量不像其他技术那么敏感,有深度穿透的局限性,但它提供了全球尺度的相对植物生产量的有用的图型。

3.3 辐射和光合作用

光量(或太阳辐射)极大地影响着光合作用的量和速率。因此,在一个水样中光合作用的量与光强成比例,如图 3.5 所示,光合作用随着光强的增加而增加,直到某一最大值

(P_{max})。当光强继续增大时，光合作用会显著下降(称作**光抑制**)，这是因为许多诸如叶绿体在强光下发生皱缩等生理反应而引起的。

图 3.5 曲线上的点即精确表示，呼吸量与光合作用量相等的点称作补偿点，这一点发生在补偿光强(I_C)处，早在前面一节(2.1.2)就给出了它的定义，那里是把它标注为真光带的下界。**总初级生产力**(P_g)这一术语用来描述光合作用总量，而**净初级生产力**(P_n)表示总初级生产力减去植物呼吸的消耗。

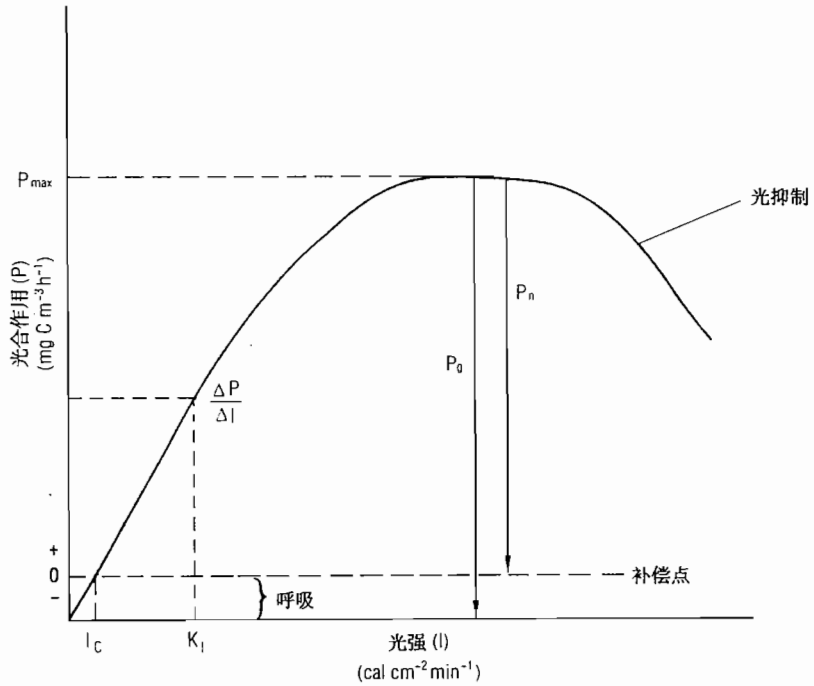


图 3.5 光合作用(P)对光强(I)改变的反应

I_c，补偿光强；K_I，半饱和常数或½最大光合作用(P_{max})时的光强；P_g，总光合作用；P_n，净光合作用。未表明绝对单位，因所有单位具有种特异性。

图 3.5 的曲线可用两组极似的由独立反应系列构成的数学方程来描述，一组是光合作用的光依赖反应(用初始的斜率 $\Delta P/\Delta I$ 表示)，另一组(P_{max})是暗反应，均在 3.2 节给出两者定义，描述达 P_{max} 点的曲线(即无光抑制)的最简单的方程是：

$$P_g = \frac{P_{max}[I]}{K_I + [I]} \tag{3.2}$$

和

$$P_n = \frac{P_{max}[I - I_c]}{K_I + [I - I_c]} \tag{3.3}$$

上式，P_g 和 P_n 如上面定义所述的分别代表总初级生产力和净初级生产力；

K_I：半饱和常数，或当 $P = P_{max}/2$ 时的光强，K_I 值范围约 10～50 $\mu E\ m^{-2}s^{-1}$；

I:周围环境 PAR 光强;

$[I-I_c]$:是环境光强(PAR)减去补偿光强 I_c。

上述方程暗示生长在稳定的生理条件下的所有海藻都有一个稳定的光反应,而且这种反应可以用两个常数 P_{max}和 K_I 值来描述。事实上,不同的海藻种类有不同的 P_{max}和 R_I 值,即使在同一种内,一个细胞对光的光合作用反应也随时间而改变(如:在一天的过程中,从近表面的亮光到水体较深处的遮蔽适应)。一般说来,图 3.5 的初始斜率($\Delta P/\Delta I$)反应了细胞光合作用生物化学的生理变化(即光依赖反应)。曲线的上限(P_{max})反映了环境参数的改变。如营养盐浓度和温度,它们影响光合作用的暗反应。由于不同种的浮游植物对表面辐射和现场光强反应不同,改变环境条件将在不同时间有利于不同的种,并导致群落中不同优势种的演替。表 3.2 给出了 P_{max}和 $\Delta P/\Delta I$ 值。注意,P_{max}值一般在较高的温度和较高的营养盐下会增加,但光合作用曲线($\Delta P/\Delta I$)的初始斜率更加依赖于细胞的性质,如超微型浮游生物与大型浮游植物相比,一般有高的 $\Delta P/\Delta I$ 值。因而,超微型浮游生物能在光亮少的水体较深处生长。

问题 3.3　利用式 3.2 并假定一种 P_{max}值是 2 mg C mg^{-1}Chl a h^{-1}且 $K_I=10$ μE m^{-2} s^{-1};另一种浮游植物 $P_{max}=6$ mg C mg^{-1}Chla h^{-1}和 $K_I=20$ μE $m^{-2}s^{-1}$,试问当 PRA 光强为 50 μE $m^{-2}s^{-1}$,那一种生长的快?

在前一节(2.1.2)我们讨论了如何计算水中光的衰减和光的补偿深度。方程(2.1)和(2.2)能延伸一下用来计算处理浮游植物在水体中的垂直混合问题。当浮游植物在海洋的表面层上下混合时,知道真光带中的光的平均量($\bar{I}_D$)是很有用的。$\bar{I}_D$ 以下式表达:

$$\bar{I}_D = \frac{I_0}{kD}(I - e^{-kD}) \tag{3.4}$$

式中,I_0 为表面辐射,k 是消光系数,D 是深度,按此深度光强进行平均。

方程(3.4)的应用在于了解一个浮游植物种群的细胞向下混合到多深才能与呼吸损失相平衡(即 $Pw=Rw$,图 3.6)。这一深度称作**临界深度**(D_{cr})。若将式(3.4)重新排列,并用补偿光强(I_c)取代 $\bar{I}_D$,则得出计算临界深度的表达式:

$$D_{cr} = \frac{I_0}{kIc}(1 - e^{-kD_{cr}}) \tag{3.5}$$

若 $kD_{cr}>>0$,则式(3.5)可简化为

$$D_{cr} = \frac{I_0}{kIc} \tag{3.6}$$

图 3.6 说明了临界深度的重要性。该图形指出,若植物呼吸消耗的植物有机质量(面积为 ABCD)与光合作用(面积 ACE)所获得的量相匹配时,则用作图法可得到式(3.6)计算的同样深度即临界深度。若在强烈的风暴作用情况下向下混合至该深度以下,就没有净光合作用。而只要混合深度是在临界深度以上,就会有正的净光合作用。于是,基于表面的辐射量(I_0),消光系数(k)和已知补偿光强(I_c),就可利用这一简单的公式,在温带区可估算浮游植物的春季生产何时开始。

问题 3.4　表面辐射是 500 μE $m^{-2}s^{-1}$,其中 50%是 PAR,浮游植物的补偿光强是 10 μE $m^{-2}s^{-1}$,在水体中的混合深度是 100 m。利用问题 2.2 获得的消光系数,回答在此水体

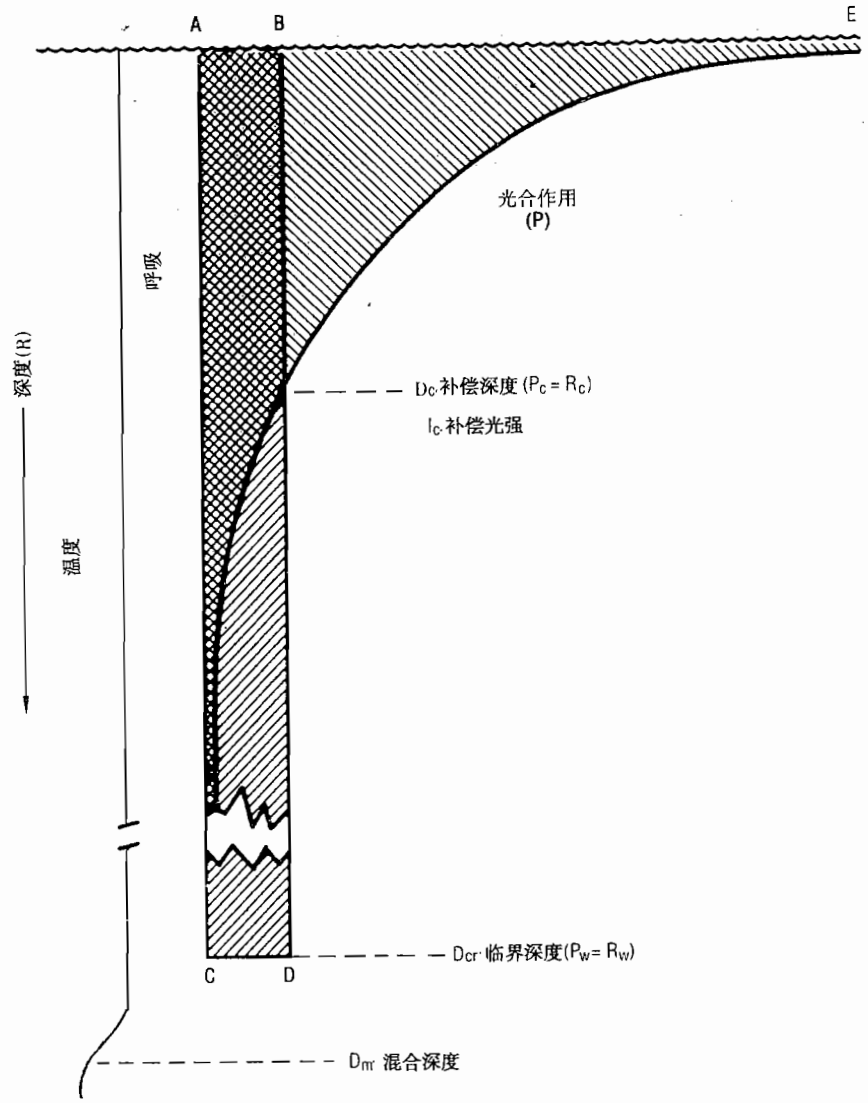


图 3.6　图解说明补偿光深度、临界深度和混合深度之间的关系。在补偿深度(D_c),其光强(I_c)为一单一细胞(P_c)的光合作用等于它的呼吸(R_c);在此深度以上有光合作用的净输出($P_c > R_c$),在此之下存在净损失($P_c < R_c$)。当浮游植物细胞在补偿深度上下混合时,它们经历了水体中的平均光强(I_D)。I_D 与 I_c 相等的深度为临界深度(D_{cr},这里,整个水柱的光合作用(P_w)等于整个水柱的浮游植物的呼吸(R_w)。由点 A,B,C 和 D 界定的面积代表浮游植物的呼吸,由点 A,C 和 E 界定的面积代表光合作用;在临界深度,这两个面积是相等的。当临界深度<混合深度(D_m)(如本图所示),没有净生产,因为 $P_w < R_w$。浮游植物的净生产($P_w < R_w$)只出现于高临界深度位于混合层深度以下的情况。

中是否有净正光合作用输出?

3.4 营养盐对生长率的影响

在 3.2.1 节，生产力代表单位时间内固定的碳的数量。这是一个方便的常规做法。因为这是生态学家实际测量的，还要指出，生产力可用同化指数来表达，即生长用每小时每毫克(mg)叶绿素 a 固定的碳的 mg 数来表达。该值可用于比较不同海区的光合作用，因为它把所有的测量统一成一个叶绿素 a 单位。

问题 3.5　在比较两个不同的海区时，我们发现，在 A 海域光合作用的产量是 20 mg C $m^{-3}h^{-1}$，在 B 海域是 50 mg C $m^{-3}h^{-1}$。浮游植物的生物量在 A 和 B 分别是 2 mg chl a m^{-3}和 25 mg Chl a m^{-3}。问题：(a)那个海域，浮游植物的光合作用活性最强(用同化指数来回答)(b)什么原因引起这种活性的差异？

另一种表示浮游植物生长率的方法是以细胞数的增加表示为生长。对单细胞生物而言，这是一种指数函数

$$(X_0 + \Delta X) = X_0 e^{\mu t} \tag{3.7}$$

上式，X_0：实验开始时种群细胞数；

ΔX：时间 t 内产生的细胞数；

μ：单位时间内种群的生长常量；

若 ΔX 以光合作用碳的单位来计算，则 X_0 必须以浮游植物碳的总生物量来表达，而不是用细胞数表达。

由式(3.7)可以得出一个附带表达式，即**倍增时间**，它的定义就是种群增加 100%所需的时间。浮游植物的倍增时间可由以下式导出：

$$X_t = X_0 e^{\mu t} \tag{3.8}$$

上式中，X_t 是式(3.7)中的$(X_0+\Delta X)$。对 X_0 到加倍(d)所需时间表示为

$$\frac{X_t}{X_0} = 2 = e^{\mu d} \tag{3.9}$$

于是，倍增时间(d)可由下式计算

$$d = \frac{\ln 2}{\mu} = \frac{0.69}{\mu} \tag{3.10}$$

倍增时间的倒数(或当 d 以天表示时则是$\frac{1}{d}$)给出**世代时间**作为每日产生的世代数。

营养盐浓度对生长常数 μ 的影响，可以用计算光合作用中所用的同样的方程(式(3.2)和(3.3))来描述。即：

$$\mu = \frac{\mu_{max}[N]}{K_N + [N]} \tag{3.11}$$

上式，μ 是在特定营养盐浓度[N]时的(单位时间)生长率，营养盐浓度通常以每升(L)的微摩尔(μM)数来表达，μ_{max}是浮游植物的最大生长率，K_N(以 μM 表示)营养盐吸收的半饱和常数，它等于营养盐在$\frac{1}{2}\mu_{max}$的浓度。

式(3.11)成立的前提是浮游植物的生长率受控于海水中的营养盐浓度。然而，有些表面水的营养盐浓度极低，某些大型光合作用甲藻(参看 3.1.2 节)能迁移到营养盐比较丰

富的较深水层。营养盐浓度随水深增加而快速增加的水层称**营养跃层**，该层可以在真光带之下。在营养盐（如硝酸盐）被摄入细胞之后，这些甲藻又能回到阳光照射的表层进行光合作用。在此情况下，浮游植物的（光合作用）生长率，与细胞内的营养盐成比例，而不是与外部环境的营养盐浓度成比例。

海洋中浮游植物生长所需要的主要营养盐中，只有某些元素可能会短缺。一般说来，镁、钙、钾、钠、硫和氯等（表 2.1）的数量对植物生长都是足够的。二氧化碳（CO_2）在湖泊中可能是有限的，在海水中则是过量的。然而，有些重要的无机物，如硝酸盐、磷酸盐、硅酸盐、铁和锰等的浓度可能很低，会足以限制植物的生产。在基本营养盐之间也可以有协同效应。如，可代谢形式的铁离子的浓度，控制着浮游植物利用无机氮的能力。这是因为铁离子是亚硝酸和硝酸还原酶所需要的，这些酶是将亚硝酸盐和硝酸盐还原成氨所需要的，并进一步构成氨基酸。大型硅藻会受到铁离子的限制，小型鞭毛藻则不然，因为它们可以在低浓度中吸收铁离子。受铁离子限制的大洋区，其特征是有高浓度的硝酸盐和低浓度的叶绿素，它们被称作 **HNLC 区**，包括北太平洋亚北极区、赤道太平洋区和部分南大洋区。此外，有些有机物（如维生命 B_{12}，维生命 B_1 和生物素）是那些浮游植物的营养缺陷型生长所需要，这些物质在海水中也会有不足并限制着生长。

可发现许多不同种的浮游植物生活在同一水团内。哪些因素容许如此众多的种共存呢？所有这些种对阳光，二氧化碳和营养盐有着基本的需求，它们都会因需求供应受限而竞争。

每一种浮游植物对吸收每种限制性营养盐具有其特有的半饱和浓度值（式 3.11 中的 K_N），每一种都有其不同的最大生长率（μ_{max}）。在生长率和对营养盐反应的种之间的特异性差别，允许各种各样的浮游植物，在似乎是非常均匀一致的环境中生长。图 3.7 部分地说明了这一问题，该图表示，K_N 和 μ_{max} 值不同，并对周围一种营养盐浓度的变化所做出的反应，不同假定的浮游植物种的生长率（μ）的变化，（见式（3.11））。图 3.7 的（a），种 1 与种 2 相比有较高的最大生长率，由于两种有相同的 K_N，它们以同样的速率生长到某种营养盐水平，超过此水平，种 1 继续它的较高的最大生长率。在图形（b），两个不同的种有同样的 μ_{max} 值，但它们在不同的营养盐浓度达到该值。种 1 的 K_N 值较低，因此它在较低的营养盐水平上达到最大生长率。在图形（c），两个其他的竞争种具有不同的 μ_{max} 和 K_N 值，随着营养盐浓度的变化，竞争优势发生转移。在较低的营养盐浓度下，种 2 因生长快而占优势；但在较高的营养盐浓度下，种 1 占优势，因它达到了较高的生长率。

若我们进一步考虑，2、3 或更多对生长率限制的营养盐可能出现在任一水体，而且这水体在光和温度、盐度的其他物理性质上也有差别，显然，有一种不断改变速率的镶嵌式限制性控制着浮游植物的生长。因每个种对镶嵌性有不同反应，而且任何时间内生长不可能受一种以上过程的限制，因此，对浮游植物生长的物理/化学的限制可供在同一水体中多种共存，不同种的相对丰度也依次改变。

图 3.8 进一步探讨了几种营养盐和几种藻类相互作用产生了上面讨论的多样性的浮游植物种群。在图 3.8（a）只考虑了 1 种浮游植物与两种潜在的限制性资源（即营养盐，像硝酸盐和磷酸盐）的关系。该种需要两种营养盐中有一最低浓度（R_1 和 R_I 值）。若营养盐下降到这一水平以下，即使与其他种没有竞争，种（1）不能生存；在最低浓度水平以上，种

(1)就能存活和生长。若引入第二种(2)有着不同营养盐浓度需求的浮游植物(图 3.8b)情况就变得比较复杂。在这假设的例子中,每一种都受不同浓度的营养盐所限制。种 1 是资源 1 的占优势的竞争者;它将是惟一能在资源 1 很低的浓度下生活,并在资源 1 稍高的浓度下排除第 2 种的浮游植物。相反,种(2)在资源 2 低浓度下占优势,且是惟一存活的成员。在此最低营养盐浓度水平之上,有两种都能共存的过度区。随着更多的种——每一种都有其自己的营养盐需求(图 3.8c)—增加到群落中(图 3.8c),就会有更多建立共存的可能性。

就图 3.8 的例子而言,若两种营养盐都丰富,浮游植物生长不受任何 K_N 对营养盐吸收的限制,则种的优势取决于种的 μ_{max} 值,生长最快的浮游植物种将占优势。在营养盐浓度很高的极端情况下,将只有单一种,即具有最高 μ_{max} 值的种。于是,在营养盐浓度很低和很高的两个极端条件下,将导致浮游植物种的多样性降低。很低的营养盐浓度能导致具有最低 K_N 的种形成的群落占优势。很高的营养盐浓度下,能导致具有最高 μ_{max} 的单一种占优势。若图 3.8 的简单图解扩展到包括另外一些资源和其他的种,就会引起物理和化学环境条件的几乎是无限结合,在此环境中,可使许多种浮游植物生长。

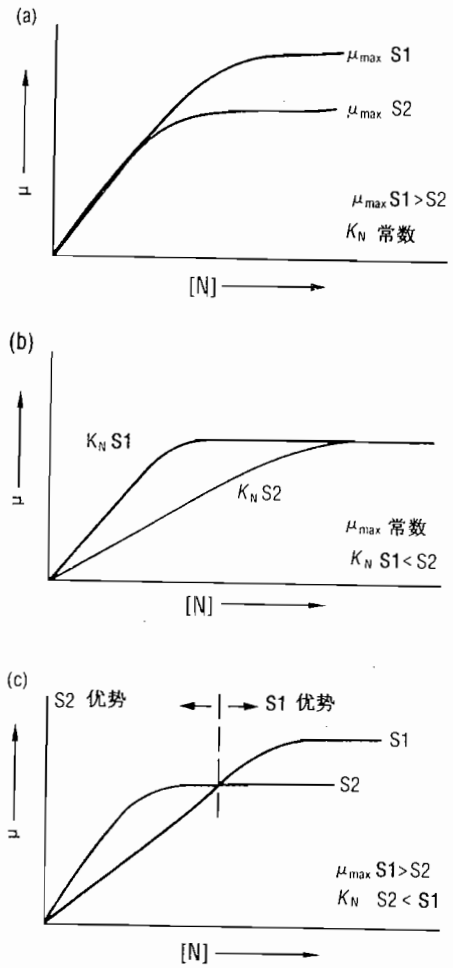


图 3.7 对假定的一对浮游植物竞争种所做的营养盐—生长曲线。有三种可能的变化(a,b 和 c),假定成对 2 种浮游植物种为营养盐而竞争可能出现的生长曲线的三种变化。

μ:特导生长率;μ_{max}:最大生长率;K_N:营养盐吸收的半饱和常数;[N]:环境营养盐浓度;S1:第一种;S2:第二种。所有单位都是任意的,课文中提供了这两种竞争差异的讨论。

物理化学环境的镶嵌性本身是不稳定的。光和温度本底逐日逐季都在改变,营养盐浓度也在不断变化。有时,这种变化本身影响着不同的浮游植物反应。例如,营养盐浓度会偶尔发生改变,这是由富含高营养盐较深水的日夜上涌,导致的脉冲式输入造成的。营养盐浓度的波动,与使营养盐保持在相对稳定的水平上,如稳定的上涌流相比较,对浮游植物的种类组成有不同的影响。另一方面,有毒的污染物会引起对营养源相反的反应;在较高的浓度下,它们将选择性地抑制某些浮游植物种的生长,以致最后只剩下对污染最有抗性的种类。还要补充的是,草食性浮游动物的选择性取食,也会改变浮游植物种的相对丰度。

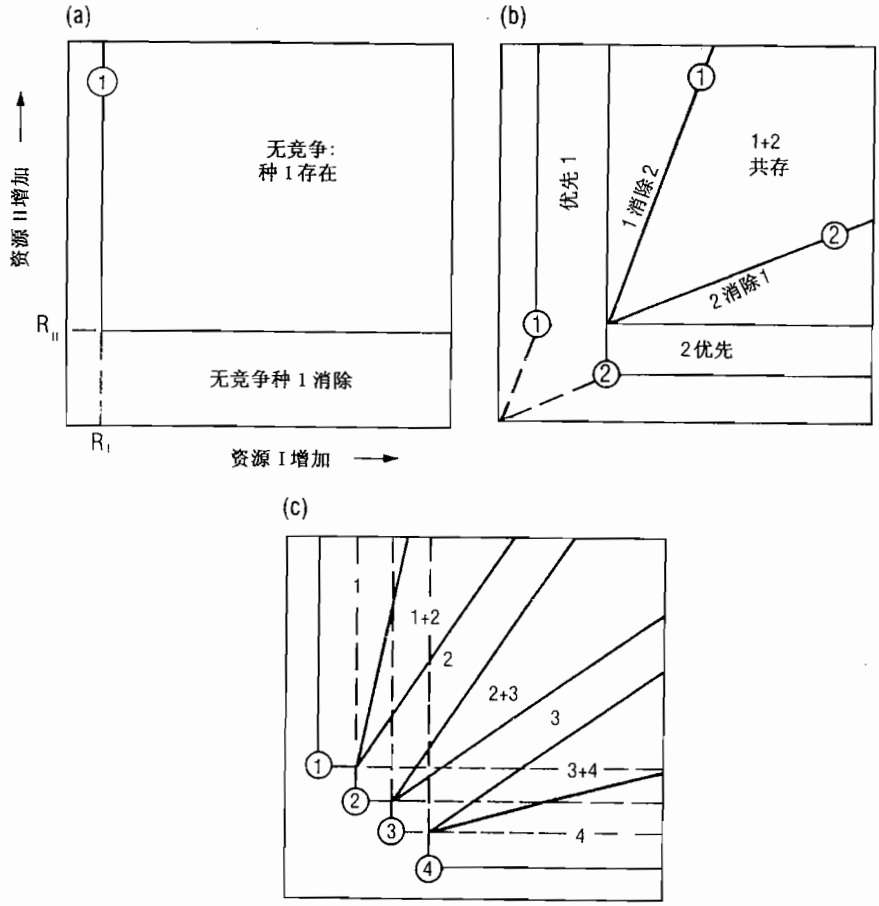


图 3.8　当受两种资源限制时浮游植物种的共存

(a)一种(1)仅受两种资源的低浓度限制,(b)两种(1 和 2)显示在每种资源受限制情况下的共存区,(c)四种基于每种资源的共存区 1 是资源 1 的最好竞争者;2 其次;3 第三位;4 为第四位;竞争为资源 2 的排列顺序正好相反。画圆圈的号码指明只有那一种能在给定的环境下生活。

表 3.3 给出了一些浮游植物的生长率(μ_{max})和半饱和常数(K_N)。对浮游植物提供营养盐的相对可能性(特别是硝酸盐和氨,这两种经常是限制性的)可用作划分水生环境的依据。基本营养盐浓度低,因而初级生产力也低的区域称**寡营养区**。**富营养区**水含有高浓度的营养盐,因而浮游植物光合作用产生的有机质量多,生产力高。**中营养区**介于两者水域的特征之间。富营养水域倾向于 1 或 2 种快速生长,r-选择型的浮游植物种(参看表 1.1)占优势。相反,寡营养水倾向于有许多竞争性 k-选择型种,每一种取决于不同的营养盐限制,因此,群落将与总营养盐供给相平衡。

问题 3.6　根据表 3.3 回答,富营养和寡营养与浮游植物细胞的半饱和常数的定义之间的一般关系是什么?生活在富营养或寡营养水域的浮游植物对营养盐的相对吸收的

含义是什么?

表 3.3 某些浮游植物的最大生长率(μ_{max})和半饱和常数(K_N)

最大生长率(μ_{max})(世代数 day^{-1})		备 注
	0.1～0.2	寡营养,热带水域
	0.4～1.0	温带,富营养的沿岸水
	1.0～3.0	热带上涌流。富营养和高温条件下的超微型生物
半饱和常数(K_N)	(表示单位:μM)	
硝酸盐或氨		
	0.01～0.1	寡营养水域
	0.5～2.0	富营养大洋水域
	2.0～10.0	富营养沿岸水域
硅酸盐		
	0.5～5.0	硅藻的一般范围
磷酸盐		
	0.02～0.5	寡营养→富营养水的一般范围

3.5 初级生产力的物理控制

光是控制海洋中浮游植物生产的两个主要物理因素之一。第二个是把深水聚集的营养盐带到真光带的物理强制。这两个特征共同决定了世界海洋的任一区域形成什么类型的浮游植物种群,以及具有多么大的初级生产。这两个因素也决定着所生产的海洋动物的量和类型,包括商业上捕获的鱼。

光量从赤道向极地而递减。另一方面,把营养盐带向表层的风的混合量,从赤道(这里因太阳辐射而垂直稳定)向极地而增加。因此,在真光带光的量和营养盐数量形成了相反的关系(图 3.9),这种关系主要地决定着不同纬度浮游植物生产的图型。在极区,夏季光变得足够时,净初级生产增加,且出现了浮游植物丰度的单一峰值。在温带,当可利用的光和高的营养盐相结合时,允许浮游植物的水华出现,初级生产力通常在春季以及在秋季最大。在热带,强的表面热辐射产生一永久性的温跃层(看 2.2.2 节),浮游植物全年受营养盐限制,只是由于局部条件的影响,初级生产力才有微小的不规则的波动。

图 3.9 是世界海洋浮游植物生产年周期的综合图型。然而,在真光带有许多影响营养盐水平的物理特征,因而极大地改变着这一综合模型图。这些包括**锋面**,具有相对窄的区,其特征是温度、盐度和密度等变量形成明显的水平梯度,**涡流**形成如涡动环和大尺度的环流,有特有的环流的旋转模式。这些变动的物理特征可以有几千千米宽(如环流)或仅有几

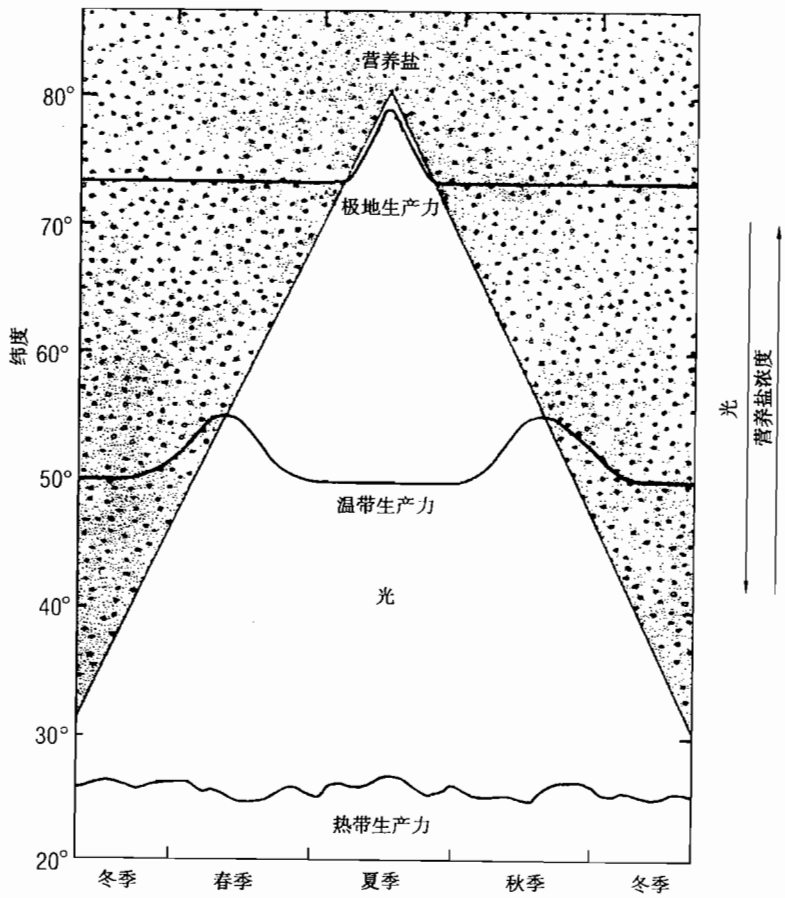


图 3.9　海表面光(空白区)和营养盐(遮蔽区)的相对量值以
及初级生产力在三个不同纬度的相对季节变化(生产力表示为任意垂直比例)。

千米长(如潮汐和河卷流锋面)。大小取决于任一特定地点的地形和海洋气候。所有这些结构的共同特征是涉及到把营养盐从较深水层带向真光带的机制,从时间尺度上可从几天到几个月。这些机制与季节性的风混合相重合,部分地导致图 3.9 所表达的全球性的浮游植物生产力的格局。有些增强营养盐过程会导致一年周期内原本是低浮游植物生产力而变得突然升高。

3.5.1　海洋环流和环

全球海洋表面水的一般环流(2.6 节曾讨论,图 2.19 和 3.10 所示)形成大型的环流。**反气旋环流**,在北半球呈顺时针方向,在南半球呈逆时针方向(看表 3.4)。在北半球顺时针流形成**辐合流涡**,因水环流方向将表面水导向中心。如图 3.11b 所示,可以看出,北半球的反气旋式流涡由于环流的辐合趋势将加深温跃层。在这种情况下,就不会有新的营养盐从深水到达表层,如北大西洋的马尾藻海辐合流涡,是海洋生产力的相对"沙漠区"。在南半球,流涡的旋转方向相反,也颠倒了该系统内水的垂直流向,由此,逆时针环流也形成了

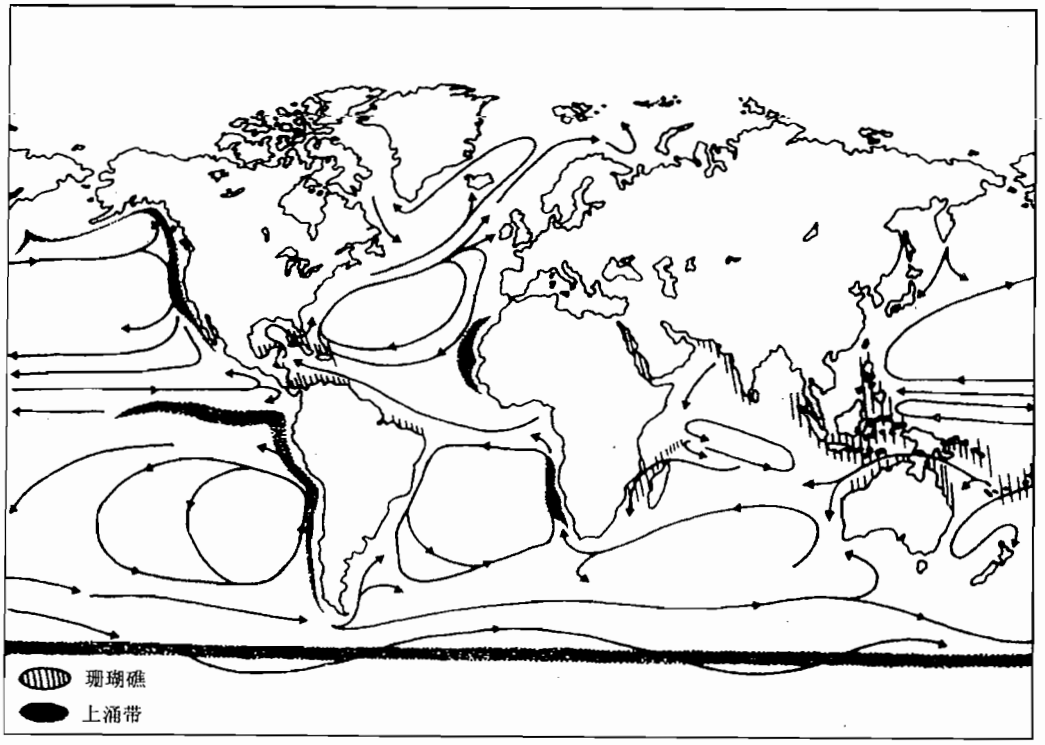


图 3.10　世界海洋的上涌流带和珊瑚礁分布区：①珊瑚礁，②上涌流带。

生产力相对较低的辐合流涡。

表 3.4　**北半球和南半球流涡和环中的水流**

	气旋式流涡	反气旋式流涡
	冷核流环	暖核流环
	辐散导致高生产力	辐合导致低生产力
北半球		
南半球		

气旋式涡流在北半球是由水的逆时针流向形成的，在南半球由水的顺时针流向形成。这些是**辐散型涡流**，它们趋于将水由温跃层之下引向表面（图 3.11a）；导致表层水营养盐的大量补充，使这部分海域成为高生产力水域。阿拉斯加湾的阿拉斯加涡旋是一个辐散涡旋，据信在该涡旋中，水自温跃层下的实际垂直运动，大约是每年 10 m。尽管这可能会是导致高生产力的流涡，如果它位于更南就好了，它的地点在 50°N 以北，这意味着这一海域冬季是受光限制的，实际上流涡的生产力与大洋环流相比，更多地受限于季节性的过

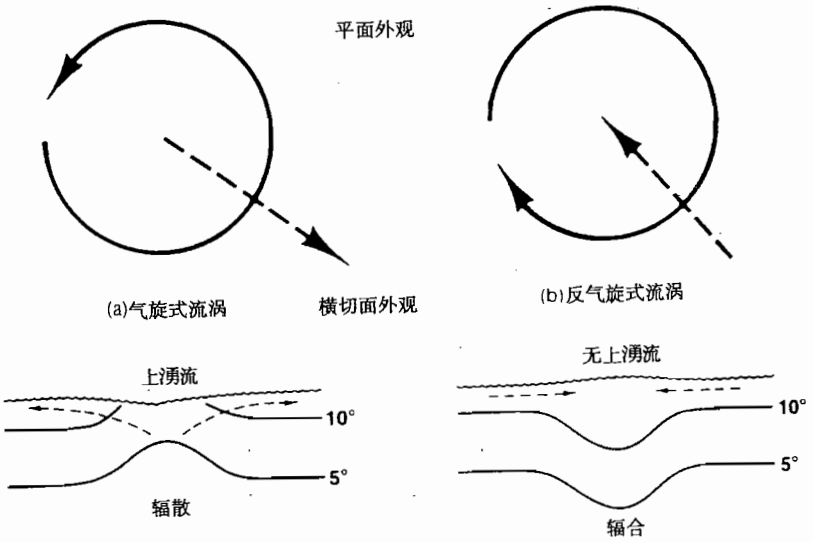


图 3.11　在北半球气旋(a)和反气旋(b)的流涡的平面和横断面

虚线箭头分别指明水的传送远离中心和向着中心。同样的环流图型也适用于暖核流环和冷核流环,但尺度要小。

程。

海洋中的环结构具有流涡一样的形态学,但它们要小得多,直径为几百千米而不是几千千米。它们是从主要的海流系统像湾流分离出来的涡动(eddies)。这些大的海流蜿蜒曲折,其结果从环流水系抛出大型的涡动或环,作为独立的环流水系,它们可存在几年(即足够长的时间以影响环内的初级生产力)。图 3.12 表示两种环的类型,**暖核流环**(反气旋)和**冷核流环**(气旋)。每一种环类型的横断面看上去如图 3.11 所示的气旋式和反气旋式流涡,只是尺度更小。由于环内各自的垂直水流(看表 3.4 和图 3.11)环的旋转环流保持着较冷(气旋环流)或较暖(反气旋)的温度。虽然冷核流环产生气旋式流涡(图 3.11),且冷核流环中间的等温线向上弯,可是,这不一定预示环中有上涌流。冷核流环内高的生产力的产生是由于蜿蜒曲折的而主海流已经有了富营养盐的水造成的。类似,暖核流环的中心不一定下沉。

3.5.2　大陆辐合和辐散

由于风驱动的大洋环流,沿大陆边缘形成很大型的锋区。在太平洋主要的**辐散大陆锋**与秘鲁海流和加利福尼亚海流相连,在大西洋与加那利海流和本格拉海流相关连(图 2.19)。那些沿大陆西岸流向赤道的海流,由于地球东转而被驱离海岸,由此而导致形成沿岸上升流(图 3.10),这些海域中富营养盐海水的上涌,一年中可持续好几个月。而且,这些海流位于纬度 10°～40°之间,这意味着在一年中的大部分时间内太阳辐射充足,允许最大光合作用的进行。上述 4 个辐散大陆锋位于海洋中生产力最高的海域。其特征是有大规模的鱼类和鸟类种群,并由于它们是可被开发利用的资源,成为众多科学考察的目标。

另一个表现有上涌流和极高生产力的**辐散大陆锋**位于南极大陆周围,称作**南极辐散带**。这儿是巨大磷虾资源和其他浮游动物的发源地,而这些浮游动物又导致巨大的鲸类、

海豹和海鸟的资源(参考 5.2 节和图 5.4)。

和预期的相反,澳大利亚的西海岸没有如上涌流所指示的那样的大规模渔业。虽然在西海岸有一个上涌的趋势,但上涌流始终受着覆盖在该海域,来自北部的连续强劲的暖水流的压制(图 3.10)。横跨太平洋有一个相似的暖流,有时由于其热—营养盐跃层的深度大大增加,从而其影响会超过秘鲁上涌流,甚至形成众所周知的厄尔尼诺。

在大陆东侧形成相反类型的辐合大陆锋,这里的水流远离赤道,这些区域的特征是聚集大量的低营养盐的暖水。这里通常是珊瑚礁大量栖息的海域(图 3.10);包括南太平洋澳大利亚东海岸的大堡礁,印度洋的马达加斯加珊瑚礁和加勒比海珊瑚礁。

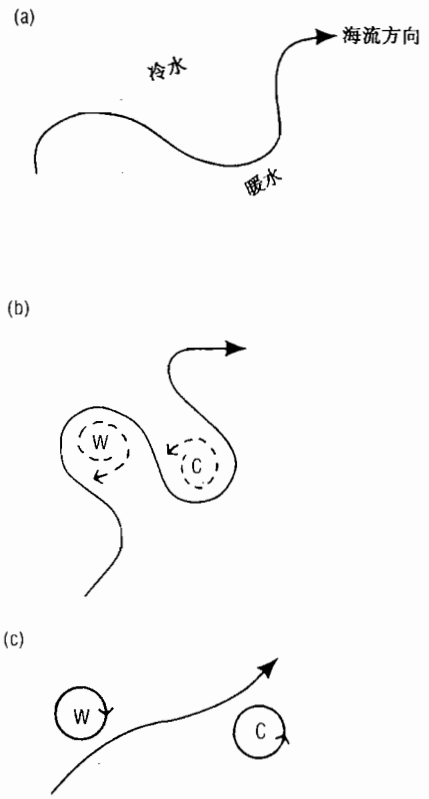


图 3.12 在北半球,由 1 个主要海流系统(如湾流)形成暖(W)和冷(C)核流环的顺序
当海流流经有温差的海水时,开始蜿蜒曲折(a)在边缘上形成涡动。当海流弯曲地更显著时(b),流涡最终被抛出形成独立于环流系统的"环"(C)。注意,这一过程导致在冷水区隔离形成暖水环,而冷水则越过主海流被转移至暖水占优势的海域。

3.5.3 行星锋面系统

上述大陆锋面系统其规模之大足可作为行星锋面来描述,但由于它们与大陆的特殊的联合,因此已被分开加以描述。其他一些**行星锋面系统**,往往由两个性质相反的海流系统的辐合或辐散形成。因此,日本北海岸外的亲潮是一股富营养盐的冷海流,它与西太平洋垂直稳定的黑潮暖流相汇合(图 2.19)。这两股海流相汇形成北太平洋流,从日本流向北美西海岸。这些水团的混合产生了很大的锋区,它们是海洋生命的高生产力区。类似的情况也见于北大西洋,冷的拉布拉达海流与暖的湾流相汇合(图 2.19)。

在南极大陆周围,纬度约在 57°～59°S 处也形成一个行星锋面系统;这里是亚热带水与南大洋水的辐合,形成所谓的**南极锋**(或**南极辐合区**)。这一辐合区的下沉水是世界大洋深层冷水的重要来源(看 2.4 节和图 2.17)。

最后,在行星尺度上会影响生产力的最后一个的锋面系统主要是以辐散模式穿过赤道而形成的上涌流。赤道上涌流在太平洋约 10°N 特别显著,导致加里福尼亚海流的延伸和秘鲁上涌流伸向太平洋。它也见于大西洋及在较少程度上也见于印度洋。

3.5.4 陆架坡折锋

陆架坡折锋面沿大陆架的边缘和其他的礁缘(时常是陆架延伸的水下岛)而出现。陆架坡折锋是横过陆架水的突然变浅和残余的大洋环流,或尤其以潮汐交换横过陆架引起的流速的改变相结合形成的。陆架坡折锋形成的过程可用比率(R)分析,该比例(R)是保

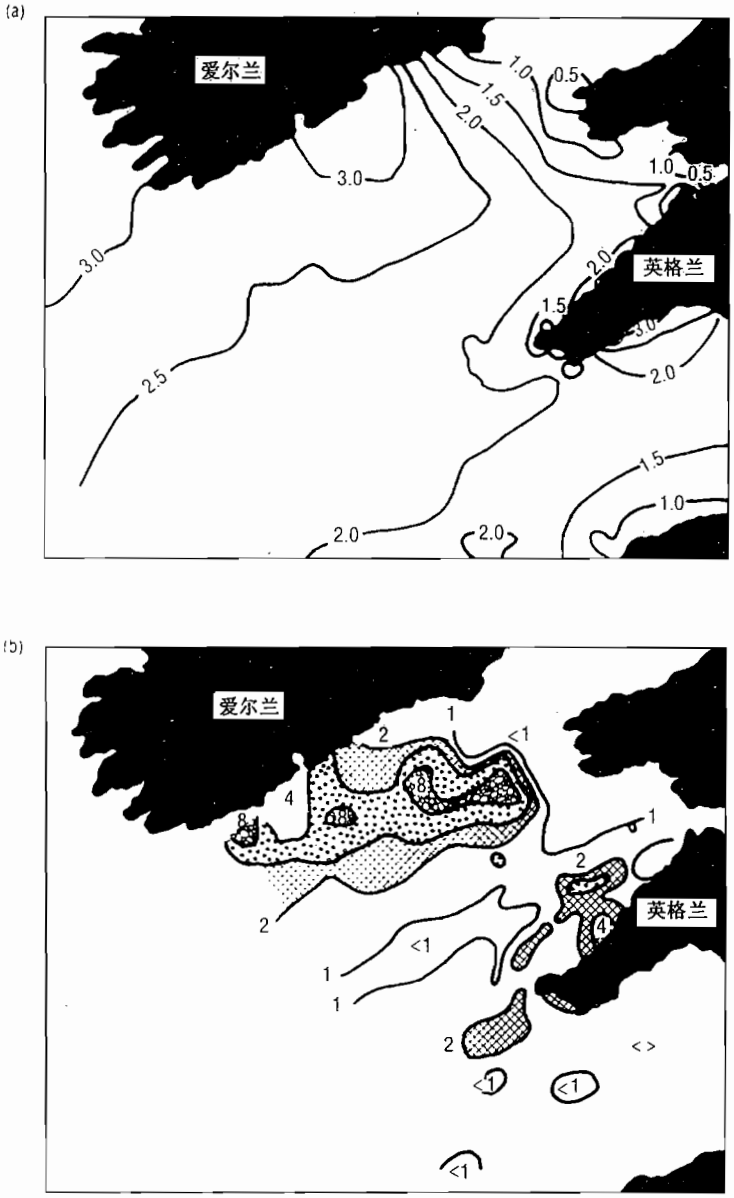


图 3.13 (a)在爱尔兰和英格兰之间的切尔提克海获得的平均分层指数
(b)切尔提克海的叶绿素 a,4 月的分布图

持充分混合条件的势能(PE),与单位横截面积的水柱内海流的能量消耗(TED)之比,即

$$R = \frac{PE}{TED} \tag{3.12}$$

两种形式的能(PE 和 TED)可以根据许多参数公式化,对确定的区域大多数参数是常数。其主要的分层形式是温跃层,两个重要的非常数项是平均水速$|\overline{U}|$和水深 h。这些可用分层指数的公式表示,

$$S = \log_{10} \frac{h}{C_D |\overline{U}|^3} (\text{c. g. s 单位}) \tag{3.13}$$

上式,C_D 是摩擦系数或拖曳系数,对砂质底,它近似为常数(约 0.003)。对任一沿岸海区,分层指数是容易计算的,通常是介于+3 和−2 之间,前者表示水分层显著,而后者是湍流混合很强。分层指数 S≈1.5 时,表明水分层不明显,湍流混合亦不强,它为浮游植物生产提供了最好的条件。当横过陆架或礁滩上的水流速度增加,营养盐可被湍流带至表面,为浮游植物所利用,导致陆架坡折锋具有高的初级生产力。然而,应注意的是,浮游植物最高的生物量(即叶绿素 a 浓度)将随时间出现在锋面更稳定的一侧。

图 3.13 和 3.14 说明陆架—坡折锋面。图 3.13 表明在切耳提克海的空间上计算得到的平均分层指数值(图 3.13a)与叶绿素最大值(图 3.13b)相吻合。图 3.14 表明在一个混合水体内锋面的一侧和另一侧稳定水体内的叶绿素 a 的垂直分布。

问题 3.7　潮流径一最小深度 50 m 的浅礁,平均潮流速度是 3.3 cm s^{-1},假定是一砂底,这浅礁能产生锋区吗?

3.5.5　河卷流锋

入海的河流往往携带着高浓度的营养盐,这些营养盐来自自然源或来自农业施肥和污水。这些营养盐使沿岸水变肥并增加了河口沿岸的生产力,此外,河口水的生产力之所以会高,还因为河流水在海表面流动导致上涌流将深层的营养盐夹带至表层水(图 3.15)。这些深层水富有磷酸盐和硝酸盐,营养盐的夹带也引起河口外浮游植物的水华。河卷流(或锋面位置)中浮游植物水华的精确位置是许多因素的函数,包括被夹带和(或)流至表面的营养盐含量、允许光穿透至较深层的河口粉砂的下沉、混合层的深度、浮游动物的摄食等等。影响河口的盛行的海洋性气候,也会中断或加强浮游植物的水华。

3.5.6　岛团效应和兰米尔锋区

除了上面讨论的使营养盐升至真光带的 5 个主要物理过程之外(3.5.1～3.5.5),还有许多附带的细小的效应,因物理地改变表层水的营养盐浓度而形成较小的锋区。这就是**岛团效应**(也称作岛屿尾流效应)。这是由于岛(或水下山脉)的存在而引起的水流的扰动,形成上涌流将营养盐从温跃层下带至表层水。这一现象首次发现于夏威夷沿海浮游植物生物量和生产力的增加,目前在许多地方都为人所知。例如,在锡利岛(英格兰西南外侧)有一个高生产力羽状区(>4 mg Chl a m^{-3})向西延伸达 50 Km,而这里叶绿素 a 的浓度一般不到 0.5 mg·m^{-3}。在崎岖的海岸,海流绕过岸岬和海湾,也会产生类似的上涌流和高生产区。

在一个较小的尺度上影响生产量的另一种过程是**兰米尔环流**。这一环流模式是由风稳定地吹过相对平静的海面而形成的。其结果,使直径几米的涡旋开始围绕水平轴旋转,导致海水既上涌也下降(图 3.16)。这一相互作用的垂直尺度不大,不足以把营养盐从深水带上来,但足以使浮游生物聚集,这会加强摄食间的相互作用并导致营养盐的快速再生。兰米尔环流现象时常可被观察到,像是一系列平行的浪花,延伸很长的距离。在马尾

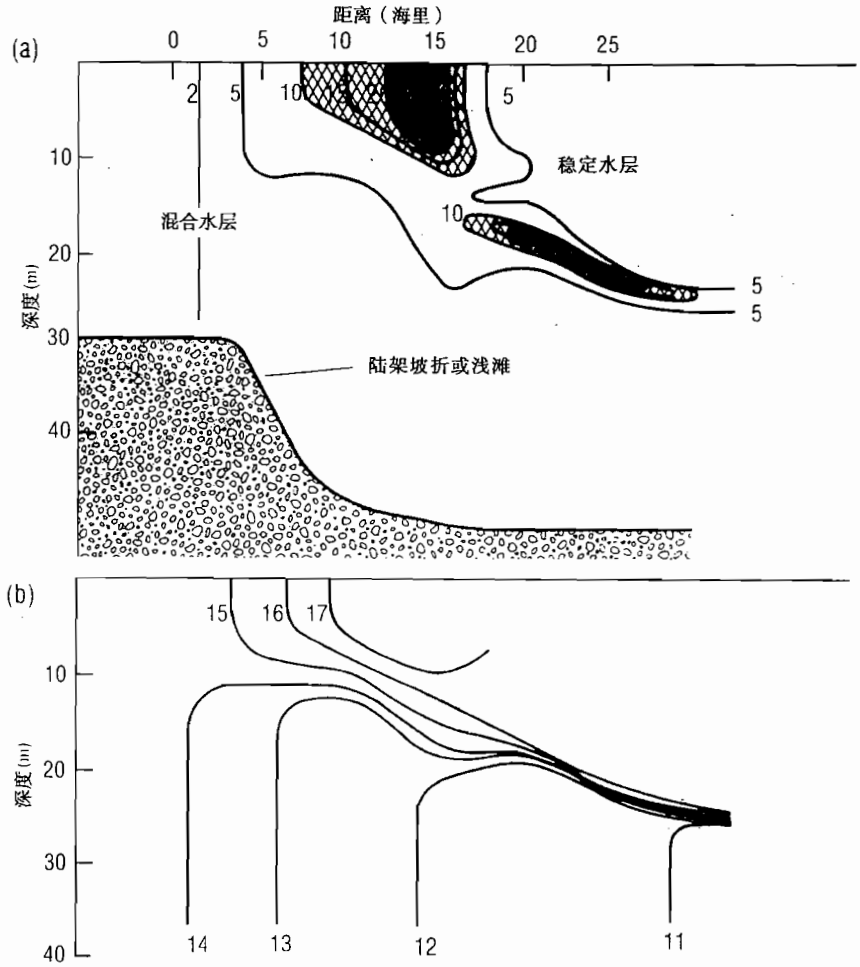


图 3.14 (a)通过锋区的叶绿素 a 值。爱尔兰和英格兰之间的开尔提克海平均分层指数。(b)通过锋区的相应的温度值(C)。开尔提克海 4 月叶绿素 a 的表面分布

藻海，马尾藻排列成行就是对这种环流的适应。

3.6 全球的浮游植物生产力

世界大洋各个海域的浮游植物初级生产力随季节和地点而有变化。大洋初级生产力的最高值(>1 g C m^{-2} d^{-1})分布在上涌流区(参看 3.5.2 节)，最低值出现在亚热带的辐合涡旋区(<0.1 g C m^{-2} d^{-1})(3.5.1 节)。夏季在太平洋和大西洋亚北极纬度，日初级生产力>0.5 g C m^{-2}，但在冬季有几个月可以没有净初级生产力。以周年为基础综合这些不同的值在表 3.5 给出了初级生产力的范围。大体上，世界海洋的初级生产力约为每年 40×10^9 t 碳。这一数字和陆生植物的光合作用生产量为同一数量级，但生产力的模式十分不同。

问题 3.8 位于 0°～40°S 印度洋的大部分海域，初级生产力低于 150 mg C m^{-2} d^{-1}。

在这些海域限制生产力的因素是什么?

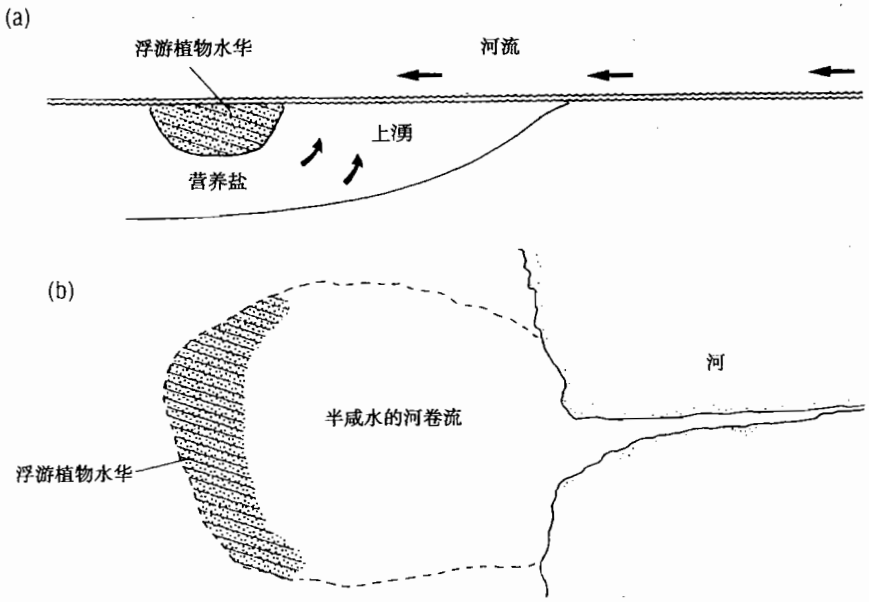


图 3.15　河口营养盐的夹带。(a)断面;(b)平面。

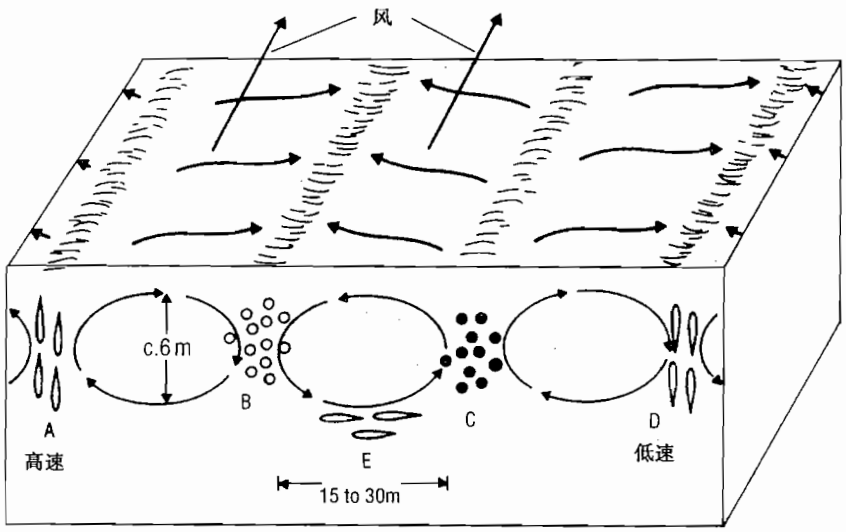


图 3.16　兰米尔涡旋和浮游生物分布。中性漂浮的颗粒呈随机分布,但 A. 在高速的上涌流中向下游泳的生物呈集中分布;B. 漂浮的颗粒在下降流中呈集中分布;C. 倾向于下沉的颗粒在上涌中呈现集中分布;D. 在低速下沉中,向上运动的游泳生物呈现集中;E. 在相对流速小于涡旋内流速处水平游泳生物呈现集中。

表 3.5　全球海洋不同地区年初级生产力幅值

地　　点	平均年初级生产力 ($g\ C\ m^{-2}\ a^{-1}$)
陆架上涌流 (如:秘鲁海流,本格拉海流)	500～600
陆架坡折 (如:欧洲陆架、格兰德浅滩、巴塔哥尼亚陆架)	30～500
亚北极海洋 (如:北大西洋、北太平洋)	150～300
反气旋式涡漩 (如:马尾藻海、亚热带太平洋)	50～150
北冰洋(冰覆盖)	<50

在陆地生态系统,很高的生产力出现在相对小的地域,生产力的数值范围非常大。例如,热带雨林的初级生产力估计值为 3 500 g C $m^{-2}a^{-1}$,相当于浮游植物最高生产力的 6 倍。另一方面,陆地的很大一部分是沙漠,很少或缺乏光合作用生产量。相反,海洋生产力实际上分布在海洋真光带的每一处(覆盖地球表面的 70%以上),甚至出现在极地冰下。正是世界海洋的这种海洋初级生产力的累积效应,使得光合作用碳的年生产总量,约相等于陆地的生产量。

由于光和营养盐供应的差异,导致海洋生产力具有纬度和季节的差异(参看图 3.9)。这些物理强制,可能在很大程度上决定着任一海域的最大浮游植物生产量。同时,还有一些生物过程改变着区域性的初级生产量水平。由于海藻生长,减少真光带内营养盐的浓度,且它们自身增加的数量形成"**自遮光**",减少了光的穿透,从而使真光层变浅。对上述影响起到平衡作用的是草食性浮游动物的摄食活动,消耗了部分生产量,同时,浮游植物群落如何被这些动物利用上也存在着一些区域性的差异。

当初级生产力增加时,通常伴随着浮游植物现存量的增加。在沿岸海域浮游植物水华期间,在几天之内叶绿素 a 的生物量可从小于 1 mg m^{-3}增加到超过 20 mg m^{-3}。然而,在有些海域,浮游动物摄食浮游植物的速度和它生产的一样快,其结果表现为初级生产力的增加未伴随浮游植物生物量的显著增加。这一现象出现于北太平洋大约 50°N(图 3.17)。这里,沿岸带以外浮游植物的生物量在全年实际上没有变化,叶绿素 a 稳定在约 0.5 mg m^{-3}。然而,这些海域的初级生产力从冬季的不足 50 mg C $m^{-2}d^{-1}$,增加到 7 月的 250 mg C $m^{-2}d^{-1}$以上。这些过量的初级生产量,被当地的浮游动物所摄食。如图 3.17 所示。浮游植物和浮游动物这种密切的协调,也意味着在北太平洋深海几乎没有未被摄食的浮游植物,下沉到深水可供底栖动物的食用(参看 8.8.4 节)。

相反,在同一纬度的大西洋,浮游植物春季水华的特征是叶绿素-a 增加 10 倍,从 0.1 到大约 1.0 mg m^{-3}。初级生产力也像在太平洋一样的增加,但浮游动物的摄食赶不上初级生产力的增加。因为只有一部分浮游植物被吃掉,用叶绿素计算的生物量有增加。在北

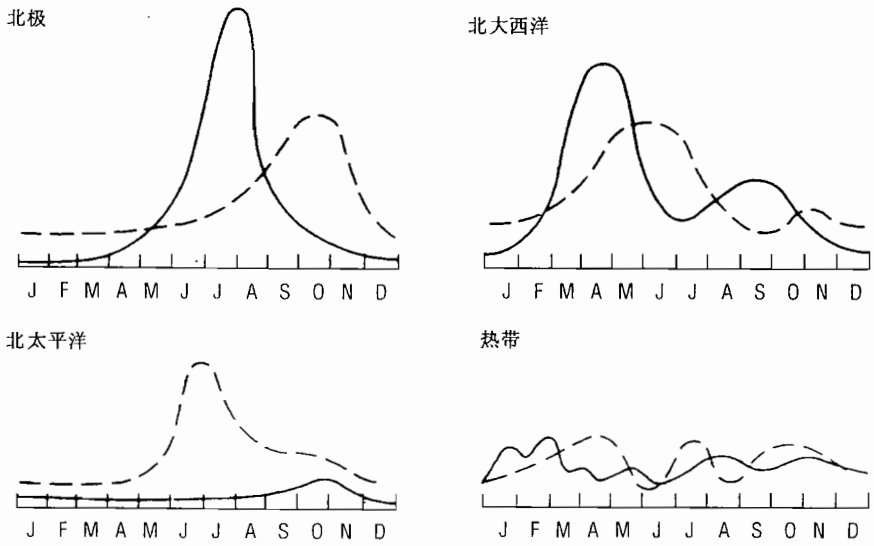


图 3.17　世界海洋不同地区浮游生物群落的年周期

黑色实线代表浮游植物生物量的变化；虚线指明浮游动物生物量的变化(任意单位)。

大西洋的大部分海域，也有浮游植物的秋季水华，在图 3.17 是以浮游植物和浮游动物生物量的第二个峰值来表示。因为在北大西洋水域中许多浮游植物未被摄食，腐烂的尸体下沉至深水成为海底动物的食物源。

图 3.17 还显示浮游植物和浮游动物的另外两个年周期。一个是北冰洋的图型，海水融化后不久，会出现浮游植物单峰值，稍后缓慢地跟随着浮游动物生物量的单峰值。浮游动物对食物增加的滞后反应，是由于极地冷水中相对缓慢的生长率所致。热带环境中浮游植物和浮游动物的生物量，全年都无显著的变化。然而，风暴的活动能破坏本来应是稳定的环境，因此浮游生物生物量全年会出现一些不规则的小波动。在温暖的热带水中浮游植物生物量的任何增加都会被快速生长的浮游动物迅速跟踪。

初级生产力随深度而变化，浮游植物的垂直分布可以有季节变化。图 3.18 示一段时间的连续状况。在温带的冬季月份，浮游植物将在表层充分混合，任何光合作用，将遵循光衰减曲线(图 2.5)。除近表面的某些光抑制外，随春季逐渐到来，近表面的初级生产力就会增加，这可以伴随着浮游植物生物量的增加。在夏末，当近表面的营养盐被耗尽时，最大初级生产将向水体较深处转移，导致叶绿素在较深处最多。

在稳定的水团(即多数热带和亚热带海洋)营养盐、初级生产力和叶绿素-a 的垂直分布与图 3.18 所示夏末的情况相似，且是该水团全年的特征。在这一水域从 20 m 到 100 m 以上的水深都可发现叶绿素的最大值，这依赖于水团的长期稳定性。在这种条件下，真光层可垂直地分成两个群落。顶部群落是营养盐限制型，主要受该带内生物的和使营养盐再生的化学过程的控制。底部群落是光限制型，但它位于营养盐跃层，这里的营养盐浓度变

化最大，另外的营养盐由深层水进入该系统。因为有些浮游动物和鱼类垂直洄游穿过两个群落，在两个垂直分离的环境之间就存在着某种程度的生物运输。

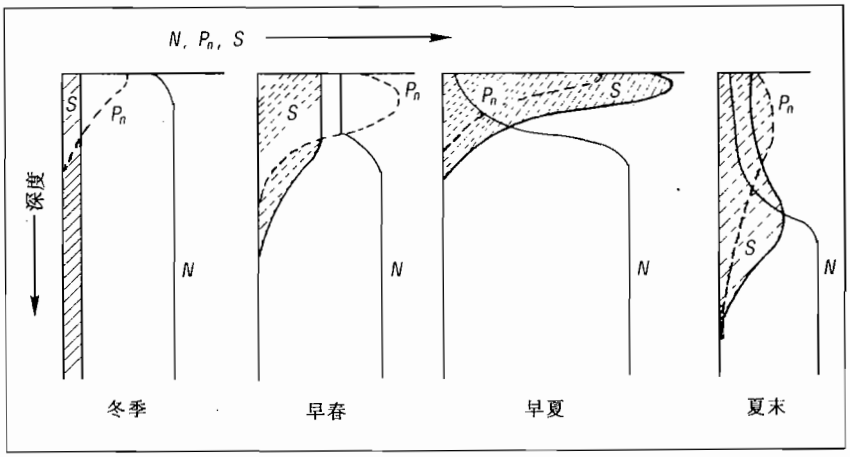


图 3.18　分层温带水域浮游植物生物量(S)的季节深度变化、日净光合作用速率(Pn)和营养盐浓度(N)。S(阴影面)通常以 mg Chla m^{-3}表示，Pn(破折线)以 mgC per mg Chla d^{-1}表示，N(实线)以 μM 硝酸盐表示。图形忽略主要的浮游动物摄食所引起的变化。

3.7　第三章总结

1. 海洋浮游植物由进行自养生产的几个不同的海藻类群组成，并构成海洋浮游食物链的起点。光合作用是用二氧化碳、水加上无机营养盐生产高能有机物质。

2. 光合作用包括一系列相关的化学反应。光反应依赖于叶绿素和辅助色素捕捉光量子，将辐射能转变为化学能。暗反应不需要光，将二氧化碳还原成高能碳水化合物作为终端产物。动物和植物的呼吸是光合作用的逆过程，氧用来释放碳水化合物中的能量，并放出二氧化碳。

3. 浮游植物的所有种类都需要一定的无机物进行光合作用，这些无机物包括氮、磷和铁(对硅藻来说还有硅)，它们的浓度可以低到足以会限制植物的生产。有些浮游植物还需要一定的有机物(如维生素)，用以营养缺陷型生长，这些物质也可以以有限的浓度而存在。

4. 在一特定海域，估计浮游植物的总产量(现存量或生物量)可以用细胞计数法，总体积法或最常用的叶绿素-a 的计量法。测量初级生产率最常用的方法是测定含有浮游植物的海水样品对^{14}C 放射性吸收。

5. 光合作用量随光强增大而增加直到称作 P_{max}的最大值，该值具有种的特异性。当光强度增大超过该值时，由于光抑制，使光合作用率下降。植物光合作用(生产)与植物呼吸(损失)完全相等时的光强称作补偿光强。总光合作用描述全部的光合作用；净光合作用是指总光合作用减去呼吸的消耗。

6. 各种浮游植物对光的光合作用反应可用根据 P_{max}和 K_I 值列出的一系列方程式来表述。P_{max}值通常在较暖和富营养的水域内较高。

7. 由于光在一天内的不断变化，及海藻在海洋表层水中垂直方向的混合，浮游植物将暴露在不同的光强之下。在临界深度，遍及水柱所得光合作用刚好与浮游植物的呼吸作用消耗相平衡。若海水混合深度大于临界深度，就没有净初级生产量。只有临界深度超过混合深度时才会有净生产量。

8. 浮游植物的生长率也受海水中主要营养盐浓度的控制。寡营养盐海域主要营养盐浓度低，因此，也就有低的生产力。富营养水域含有高的营养盐浓度，因此支持着丰富的浮游植物。

9. 每一种浮游植物对有限制营养盐的不同浓度，有其特定的反应，每一种有着不同的最大生长率。这些差异和对不同光强、温度、盐度和其他参数的物种特异反应意味着，异质性和波动的环境条件，在不同的时间有利于不同的种生活，因此可以有许多种在同一水体中共存。因此，在表面上看来似乎是均质的水生环境中，可能存在着高的浮游植物多样性。

10. 太阳辐射和主要营养盐的供给，是控制海洋中浮游植物生产的主要物理因素。光量随纬度不同而变化，真光带中营养盐含量主要由控制海水垂直混合的物理因素所决定。

11. 热带海域尽管整年具有高的光强，但通常生产力低，这是因为阳光的热量使水体稳定和真光带中营养盐浓度低。相反，极区的营养盐浓度通常要高，但除了短的夏季以外，太阳辐射量小。最大年生产力一般见于温带纬度，这里光和营养盐都比较充分。

12. 初级生产力的一般纬度图型可以因一些不同的物理过程而改变，这些物理过程就可使分离的区域内水体中的营养盐重新分配。这些过程尺度上差别很大，从很大(如涡旋和陆架上涌流)到较小(如潮汐锋和环)到很小尺度的兰米尔环流，该环流只有水体顶部的几米被混合。

13. 海洋表层浮游植物的现存量范围，从不足 1 mg 叶绿素 a m^{-3}到浮游植物水华时的大约 20 mg m^{-3}，区域性的大洋初级生产力范围，每年固定的碳从<50 到>600 g m^{-2}，沿岸上涌流区具有最高的生产力值。世界大洋总初级生产力每年约有 40×10^9 吨碳，这个数字约等于陆生植物的生产量。

14. 草食性浮游动物在不同海区会吃掉比例不同的浮游植物，在有的海域大部分植物生产被消耗掉，在这里浮游动物的生长率和世代增加可以和浮游植物的增加紧密耦合(如热带水域)，而在相对于浮游植物生物量的增加浮游动物的发育滞后的地方，有些海藻群落就会死亡和下沉，成为深层水域或底栖动物的食物来源(如北大西洋)。

15. 浮游植物生产量的垂直剖面随季节和纬度而改变。表层的高生产力一般出现在温带纬度的春季和秋季，而叶绿素和生产力的最大值在热带水域出现于较深水中。

试用以下问题来巩固对本章的学习。

问题 3.9　一般认为，物种的高度多样性见于空间非均匀性的环境中，像热带雨林和珊瑚礁。浮游植物极大的多样性(见表 3.1)出现于水层的环境是什么原因呢？

问题 3.10　若测到的光合作用速率是 0.2 mg C $m^{-3}h^{-1}$，浮游植物的生物量是 2.5 g C m^{-3}，样品中浮游植物的加倍时间是多少？参看方程 3.7 和 3.10。

问题 3.11　参看表 3.3,(a)问题 3.10 中的种群生长率是快还是慢?(b)在何处你可发现这样生长的种群?

问题 3.12　若种 A 对硝酸盐吸收的半饱和常数(K_N)为 0.1 μM,种 B 为 0.5 μM,而且每日 A 种和 B 种的最大生长率(μ_{max})分别是 1 和 2 加倍时间,试问在硝酸盐浓度为 0.4 μM时,哪一种将占优势?最好作图来表示。

问题 3.13　浮游植物对营养盐的吸收方程 3.11 中,在决定高的物种多样性上哪一项更重要,是 K_N 还是 μ_{max}?

问题 3.14　通过人造营养介质的引入,你能控制生活在海洋中的浮游植物类型吗?

问题 3.15　在北冰洋什么特性会影响生活在冰下的浮游植物的生长率和生长类型?

问题 3.16　浮游植物以什么样的方式对海洋动物和人类产生有害的影响?

第四章　浮游动物

组成浮游动物的动物类群在分类和结构上差异很大。它们的大小从微小的单细胞生物到直径数米的水母不等(图 1.2)。虽然所有的浮游动物都具有运动能力,但从定义上讲,它们都不能逆水流而动。而且所有浮游动物——实际上指所有动物和一些微型生物——都是**异养生活**的。就是说它们需要有机物(相对于无机物)作为化学能源,来合成体内物质。与通过自养生产利用太阳能还原二氧化碳的植物不同,动物是依靠摄食有机物来获得碳及其他所必需的化合物。动物根据获取能源的不同方式分为不同的类群:**草食性者**以植物为食;**肉食性者**可捕食其他动物;还有些种类主要是**碎屑食性者**,它们以死亡的有机质为食。然而许多动物属于**杂食性的**,它们的食谱包括植物和动物。常常根据食性的不同,将浮游动物划分成不同的类别。

除了按大小和在食物链中的位置划分以外,浮游动物按生境(大洋种与近岸种,参看 1.2 节)和分类学还可划分为不同类群。按在水层环境中生活的时间长度不同可分为两类。**终生浮游生物**,其整个生活史过程都生活在水体之中;而季节浮游生物则是浮游生物群落中的暂时栖息者。**季节浮游生物**包括鱼卵、鱼的幼体(成体是游泳性的)以及许多底栖无脊椎动物(蛤、螺、藤壶、海星等)的游泳性幼体阶段。下面的 4.2 节和 4.3 节将分别介绍更多的终生和季节浮游动物的常见类型。

图 4.1　调查船上吊起的是'邦戈'浮游动物取样器,由两个相同的浮游生物网组成

4.1　采样方法

大于 200 μm 的浮游动物(参看图 1.2)传统上是用细网目的浮游生物网在水体中拖网采集。浮游生物网的尺寸、形状和孔径各异(图 4.1),都设计成用于捕捉可被网孔留住的漂浮或相对活动慢的动物,最简单的浮游生物网呈锥形,较宽的开口端固定在一个金属环上,较窄的末端连接一个**网底管**。这种类型的网其长度、网口直径和网孔大小十分不同,可以按所需要的取样深度进行垂直拖网、水平拖网或斜拖网。这样,网能在整个拖网过程中滤出水并采到动物。复杂一些的网装有能在不同水深处自动开闭的装置,一系列这样

的网可以固定在一个框架上，通过一次拖网在不同深度的水层中同时取样。从采集样品的分析中可得出特定海域内浮游动物垂直分布的较详细的图形。因为许多浮游动物在 24 小时周期内进行垂直迁移，因此在追踪其垂直分布变化中，取样时间是至关重要的。

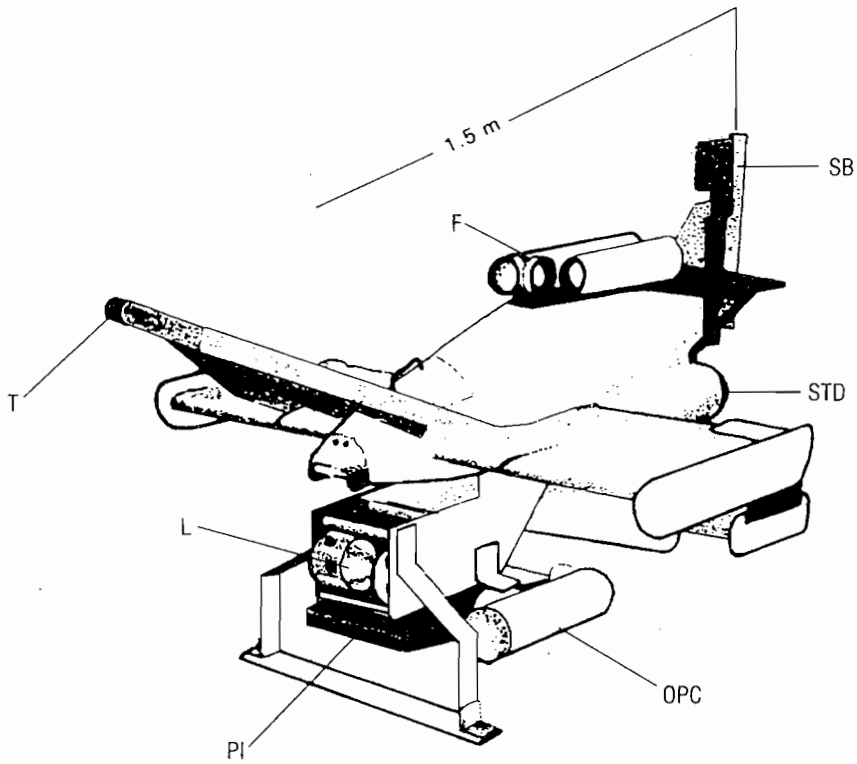


图 4.2　一种拖曳的‘蝙蝠鱼’取样器，可同时估算浮游植物和浮游动物的丰度，并记录环境参数
F：用于探测叶绿素 a 的萤光计；L：光学传感器；OPC：光学浮游动物计数器；PI：浮游动物取样进口；SB：稳定仪；STD：盐度—温度—深度传感器；T：拖臂

一种特定网的选择取决于采集生物的类型和采样区域的水文特征。例如，细孔网（孔径 100～200 μm）显然用来采集较小的中型浮游动物，然而，若用它采集大型的游泳速度相对较快的动物如鱼的幼体就不合适了，因为网孔很快被睹塞，拖曳速度必须很慢以避免撕破采集网。深水区的浮游动物往往个体较大，数量较少，通常采用大型的粗网目的浮游生物网采集。所有的采集网都装有流量计，用以估计每次拖网中滤过水的体积，这样可以对采集到的浮游动物进行定量描述。最新的拖网取样器，如图 4.2 所显示的‘蝙蝠鱼’，在通过光学传感器对浮游动物计数并测量大小的同时，可测量盐度、温度、深度和叶绿素浓度。这一装置可在设定的深度范围内摆动，因此，有可能获得几个深度的样品。

尚无一种网具可将拖曳中的所有浮游动物都采到，200 μm 大小的浮游动物（微型和小型）不能用采集网有效地采样，代之以采水瓶收集一定体积的水或用水泵泵吸某一深度的水，通过过滤、离心、沉降等步骤将最小的浮游动物加以集中和收集。浮游的原生动物和

浮游植物都在浓缩水样中进行计数。

然而，人们已经认识到，一些浮游动物对网具有回避作用，它们利用视觉，或者能感受到网具拖动靠近之前引起的湍流。此外，某些凝胶状浮游生物过于脆弱，用网采集时不可能采到完整的标本；其他一些种类在通常使用的保存剂中迅速解体。在网采浮游动物中甲壳类占较大比例，因为它们个体小，不易逃避捕获，其坚实的外骨骼，使得它们在网具和保存剂中不易破坏或变形。这样一来，甲壳类的数量相对于其他浮游动物的数量统计将偏高，在许多地区使网采浮游动物不能真实地代表自然的浮游生物群落。甲壳类（尤其是桡足类）数量的优势及其生物量贡献在许多场合需要重新估价。

图 4.3　斯库巴潜水员在计数固定容积框中的浮游动物（幼形类）

浮游动物还可在海中直接被观察，或利用斯库巴潜水至 30 m 处或者在较深的水中用载人潜水器，载有高分辨率的水下摄相机的遥测仪对浮游动物进行直接的现场观察（图 4.3）。动用这些技术已经发现了一些新种（尤其是体质柔弱的种类），认识到在网采标本中对这部分生物的数量及生物量的低估；并对许多种类进行了行为观察。从利用声纳定位鱼群发展而来的生物声学方法也已经应用于较大型的浮游动物（例如组成高密度集群的磷虾）的定位及种群密度估算。

4.2　终生浮游动物：分类和生物学

已描述过的终生浮游动物约 5 000 种（不包括原生动物），代表着许多不同的无脊椎动物门类（表 4.1）。在海洋中常见的以及在浮游生物群落中占据重要部分的种类将在下面介绍。除了进行解剖学描述外，重点在于每个类群的食物及摄食机理的描述，这在以后讨论食物网及能流问题时是相当重要的。

最小的浮游动物是某些单细胞**原生生物**（表 4.1）。其中包括多种**腰鞭毛虫**，部分地或全部地营异养生活（自养种类的讨论见 3.1.2 节）。这些异养的腰鞭毛虫摄食细菌、硅藻，其他鞭毛虫以及纤毛虫等，它们通过鞭毛激起的水流而被捕食或被腰鞭毛虫的细胞质突起诱入体内。一些种类只营异养生活；另一些种类含有叶绿体，有时营自养生活。被熟知的异养鞭毛虫是夜光虫（图 4.4）。它具有一个直径 1 mm 或稍大的凝胶状球体。夜光虫经常在近海岸大量出现，摄食小型的浮游动物（包括鱼卵）以及硅藻和其他浮游藻。

表 4.1　终生浮游动物的主要门类及其代表

门	亚　群	常见属
原生动物(=异养的原生生物)	腰鞭虫	夜光虫
	动鞭虫	Bodo
	有孔虫	抱球虫
	放射虫	Aulacantha
	纤毛虫	侠盗虫;网纹虫
有刺胞动物(以前称腔肠动物*)	水母	丽水母;霞水母
	管水母	僧帽水母;小水母
栉水母	有触手纲	侧腕水母
	无触手纲	爪水母
毛颚动物		箭虫
环节动物	多毛纲	浮蚕
软体动物	异足类	明螺
	被壳翼足类	蛾螺
	裸鳃类	海若螺
节肢动物	枝角类	三角溞
(甲壳纲)	介形类	介形虫
	桡足类	哲水蚤
	糠虾	新糠虾
	端足类	脚虫戎
	磷虾	磷虾
	十足类	樱虾属
脊索动物	有尾类	住囊虫
	纽鳃樽	纽鳃樽

*　国内教科书仍习惯用腔肠动物

被称为**动鞭毛虫**的类群是带鞭毛的原生生物,包括所有的无色透明的、严格异养的种类。该类群的所有种类体内缺乏叶绿体和其他植物色素,以细菌和有机碎屑为食。尽管它们个体很小(典型大小 2～5 μm),它们具有相当高的潜在生殖率,由此当环境条件适宜时能迅速增长繁殖。按细胞数量,异养鞭毛虫占微型浮游生物的 20%～80%,因此,它们成为摄食小型动物的浮游动物的重要食物。

海洋变形虫包括**有孔虫**(图 4.5),其特征是具有一钙质的、多孔的壳或巢,通常分作一系列的小室。浮游种的大小范围从 30 μm 到几毫米。它们通过从壳孔伸出的细长的伪足(称为根足)捕食细菌、浮游植物和小型的浮游动物。虽然已知的浮游种类不到 40 种(约有 4 000 个底栖种),但这些终生浮游性有孔虫非常丰富,尤其分布在 40°N 到 40°S 之间上层 1 000 m 水体内。死亡后,有孔虫壳下沉并大量积累在海底,所形成的沉积物称作**有孔虫软泥**。

放射虫为球形(图 1.7 和 4.6),变形虫状原生动物,中央具有穿孔的硅质囊。多为杂食性,具分枝的伪足(称轴伪足)用于捕食。食物包括细菌、其他原生动物和小型甲壳类以及浮游植物(尤其是硅藻)。个体直径从 50 μm 到数毫米不等;一些种可形成由许多个体组成的胶状群体,长达 1 米左右。放射虫在所有大洋区均有分布,但在冷水区特别常见,许多种是深海种。由这些原生动物的硅质残骸形成的沉积物称为**放射虫软泥**。

浮游**纤毛虫**分布于所有的海域,并且数量极其丰富。它们靠纤毛运动,某些种类用特

图 4.4　夜光虫，直径 1 mm，为异养的腰鞭毛虫

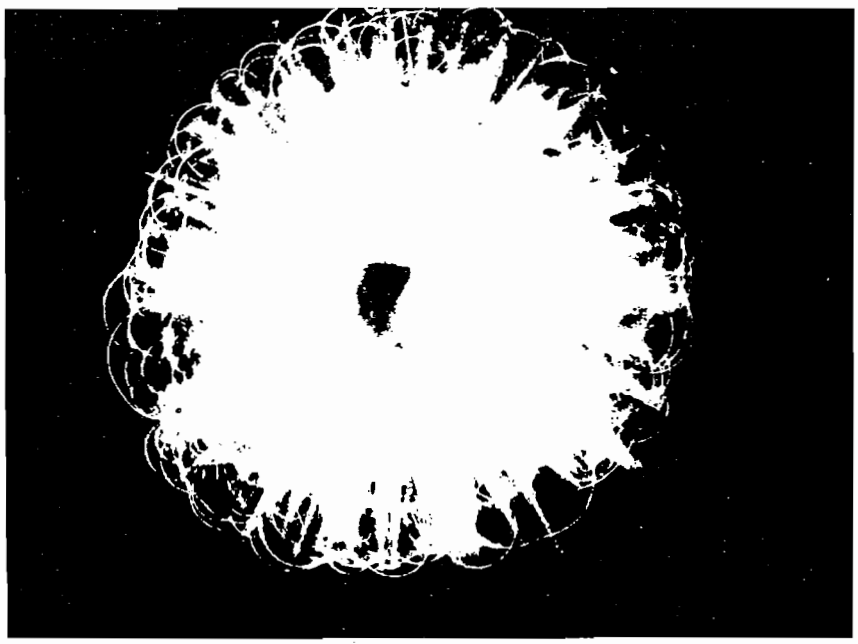


图 4.5　远洋毛棘虫(*Hastigerina pelagica*)，浮游性有孔虫，直径约 3 mm。含有细胞质的胞囊包围着具有辐射棘的中央壳。胞质形成根足沿着棘刺伸展。根足表面很粘，用于捕食桡足类及各种微型浮游动物。

化的口纤毛捕食。纤毛虫摄食小型植/动鞭毛虫、小型硅藻和细菌。**砂壳纤毛虫**构成海洋纤毛虫一个大的亚群(超过 1 000 种)。具有花瓶状的蛋白质外壳，可生物降解，因此在沉

积物中找不到。尽管砂壳纤毛虫个体很小(20～640 μm),但广泛分布于外海及近岸水域,主要摄食微型浮游硅藻和光合性鞭毛虫,具有重要的生态学意义。在近岸水域,砂壳纤毛虫可通过摄食利用浮游植物总生产量的 4%～60%,自身又成为多种中型浮游动物的饵料。

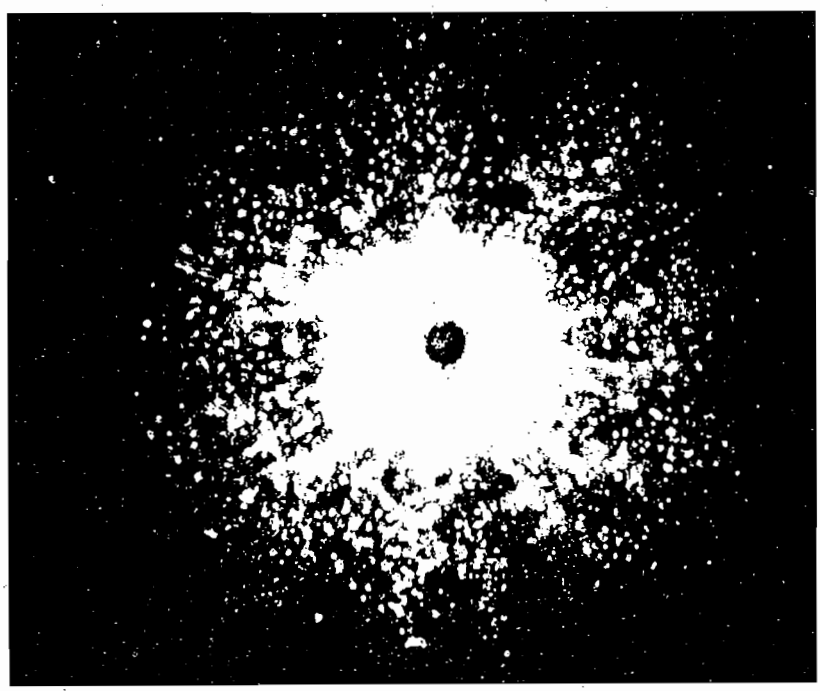


图 4.6　一种大型放射虫,直径约 1 mm。中央具有海绵状的硅质球形骨架,内含胞囊,放射出大量的轴足,其表面粘稠,用于捕捉砂壳纤毛虫、小型桡足类和其他微型浮游生物。照片上的许多白点是与放射虫共生的藻类。

水母在近海和外海十分常见和引人注目。一些种为终生浮游生物,另一些种在生活史中具有一个无性的底栖阶段,因此它们的水母体是季节浮游动物。虽然水母分属腔肠动物门的几个不同的分类类群,但都具有原始的组织结构特点,都是肉食性的,利用长满刺丝胞的触手捕食各种浮游动物。其直径大小从数毫米到 2 m,如北方习见种霞水母具有 800 余条 30 m～60 m 长的触手。许多浮游性腔肠动物是群体生活的,如**管水母**(图 4.7),许多具有特化功能的个体联合组成一个整体。僧帽水母是最为熟知的一种群体种。这种热带管水母漂浮在海面,但它的触手伸至 10 m 水下,可捕食个体相当大的鱼类。它的刺细胞可伤害游泳者。然而,称作箱水母的水母类危害性更大。热带澳大利亚的箱水母(*Chironex fleckeri*)是地球上最有毒的动物,这种"海黄蜂"在上一个世纪至少已引起 65 人死亡。大型个体约有 60 条触手伸展时达 5 m,其刺细胞可在 4 分钟内导致伤害物的死亡。在自然界,这种水母利用剧毒液迅速杀死如虾这类的捕获物。

栉水母是水母的近亲,但其结构与水母又有显著的不同,所以划分为单独的一个门。栉水母身体透明,以融合的纤毛排列成的 8 条板(栉毛板)作为游泳的工具。与腔肠动物类

似，为肉食性的，但没有近缘种所具有的刺细胞。某些栉水母如侧腕水母具有成对的长触手，含粘细胞，用于捕食，其他种（如蛾水母）用庞大的具纤毛的口唇捕食。由于栉水母直接捕食鱼卵和鱼的幼体，与幼鱼竞争捕食诸如桡足类等小型浮游动物，因此对鱼类种群有较大影响。某些栉水母如瓜水母一类没有触手，但口很大，它们吞食包括有触手栉水母在内的猎物。

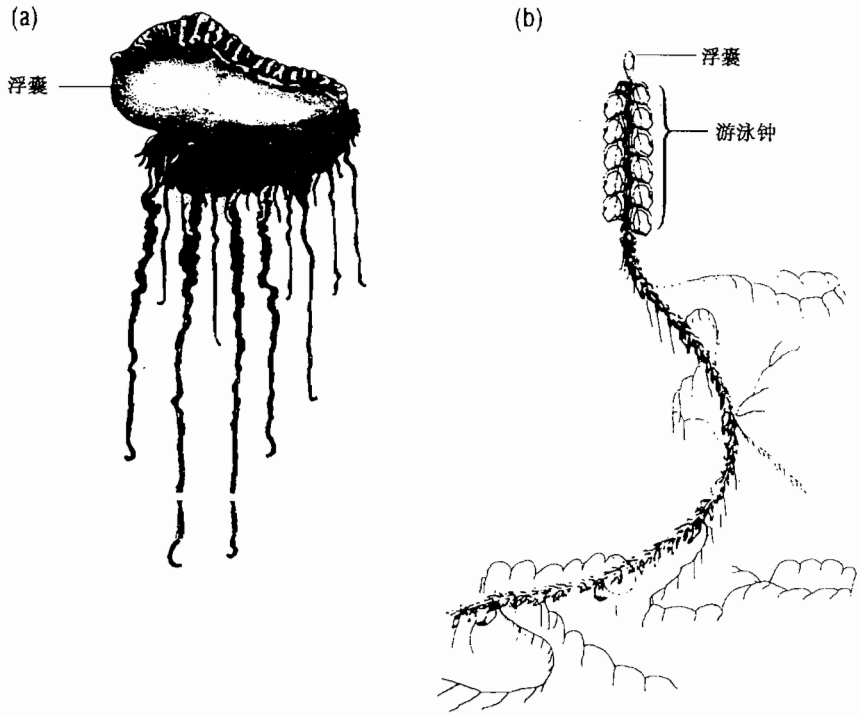


图 4.7　管水母：(a)表面漂浮种僧帽水母 *Physalia physalis* 具有长达 10 m 的触手；(b)游泳种小水母 *Nanomia* sp.，长约 10 cm。两种管水母都用拖长的触手捕食猎物。

毛颚动物，或称箭虫（图 4.8），是肉食性浮游动物类群中研究最为详尽、数量最为丰富的类群之一。这些雌雄同体的动物仅分布于海洋中，向下可达几千米水深。身体透明，细长呈流线形，体长一般不超过 4 cm。在水中通常保持静止状态，而在捕食时能进行快速的弹射运动。口周围有成簇的几丁质钩，用以捕食较小的浮游动物。毛颚动物对食物似乎没有选择性。它们的食物类型反映了当地适宜饵料生物的相对丰度。在终生浮游蠕虫中还包括许多其他门类的动物，但在多数地区一般数量很少。有一例外是**多毛纲**中（环节动物门）的浮蚕属 *Tomopteris*（图 4.9），共 40 种，全为捕食者，广泛分布于世界海洋。

问题 4.1　毛颚动物、栉水母、一些水母及许多其他生活在海水上层的浮游动物都是透明的。你能说明为什么对生活在真光带中的动物，透明是一个有意义的特征？

软体动物门中只有几种属于终生浮游动物。**异足类**是软体动物中与螺类关系较近的一个小类群（约 30 种），这些浮游种类依靠由原始的底栖祖先的爬行足演化而来的单鳍进

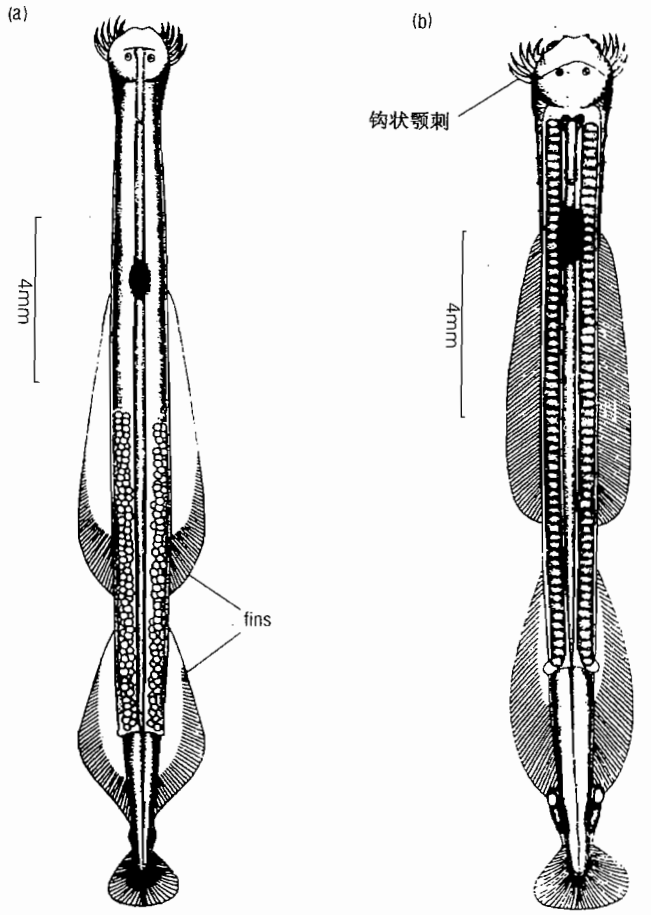


图 4.8　毛颚动物：(a)美丽箭虫 *Sagitta pulchra* 和(b)凶形箭虫 *Sagitta ferox*。

行波状运动而游动。其中有些种能完全缩到一个小的螺旋外壳(小于 10 mm)中；另一些种的外壳退化或者完全消失，整个身体透明，可伸展至 50 cm 长。虽然外形有差异，但所有异足类都有发达的眼，靠视觉捕食其他的浮游软体动物、桡足类、毛颚动物、纽鳃樽或管水母。追捕激烈，用可伸出口的几丁质齿捕获猎物。异足类一般出现在大洋暖水区，与其他肉食性浮游动物一样，在任一特定海域丰度都不高。在大洋沉积物中有时能发现它们的碳酸钙质的壳。

被壳**翼足类**也是终生浮游性螺类。多数具有一薄的钙质外壳，从几毫米至最大 30 mm。原始种的壳为螺旋形，较进化的种的壳变形较大。伪贝壳翼足类个体较大(超过 30 mm)，没有真正的壳；代之以软骨性内骨骼。所有被壳翼足类借助一对翼或一块融合的翼板进行游泳，这对翼起源于底栖软体动物祖先的足。尽管结构差异较大，所有被壳翼足类都是悬浮食性者。它们在水中分泌成一个大型粘液网，自己在下面静止等候。当网中充满了被粘液粘着的生物后，网被收回，食物被消化。食物包括浮游植物以及小型浮游动物和有机碎屑。某些被壳翼足类，尤其是两极海区的种，在表层水域往往十分丰富。某些种

是上层鱼类(包括鲭、鲱、鲑等重要的商业种)的重要饵料。被壳翼足类的生殖方式很特殊,起初为雄性的个体与另一雄性个体交配,精子贮存直到雄体转变为雌体并产出受精卵时为止。卵聚集在一堆粘性团块中在水中漂浮。死亡个体的碳酸盐贝壳最终沉入海底,累积形成一种叫做**翼足类软泥**的沉积物。

被壳翼足类被另一种浮游性腹足类**裸翼足类**捕食。这种动物成体无壳,也靠一对翼游动。共 50 种左右,其中个体最大、数量最丰富并为人熟知的是海若螺,体长 85 mm。它们生活在北半球的极区和亚极区,食谱只包括几种蛾螺属被壳翼足类。其余裸翼足类亦都是捕食性者,捕食特定的被壳翼足类。捕食器官是特化的触手和几丁质钩,吞食之前将软体部分从壳上剥离。

图 4.9 浮游多毛类赫尔果兰浮蚕 *Tomopteris helgolandica* 长 45 mm,具有大量游泳足和一对细长触角

海洋中的分节甲壳类有几个不同类群的代表,其中**桡足类**占优势。一些丰度最高和人们最熟悉的海洋浮游动物属于**哲水蚤目**(图 4.10a—c),该目共有大约 1 850 种。这些自由生活的蜚水蚤桡足类分布于所有的海区,一般组成网采浮游生物的 70%。所有种类的个体分为明显的三部分:头部与第一体节愈合,具 2 对触角和 4 对口器;中部具有成对的游泳肢;窄长的后部无附肢。体长一般不超过 6 mm,个别较大的种体长超过 10 mm。许多种类依靠游泳足和口器激动水流摄食浮游植物,主要是硅藻。然而,某些蜚水蚤桡足类为杂食性或肉食性,以小型浮游动物为食。雌雄异体,受精卵可产在水中,或留在雌体外的卵袋中。整个发育过程根据蜕皮或脱去外骨骼划分成 12 个不同的发育期,每一阶段都出现新的体节或附肢。前 6 期是**无节幼体**(N_I 至 N_{VI}),后 6 期是**桡足幼体**(C_I **至**C_{VI}),到第 6 期桡足幼体达到性成熟。

另一类桡足类,**剑水蚤目**(图 4.10e)的特点是触角短,体后部分节较多。该目共 1000 多种,但多数生活于底栖藻上或沉积物中,浮游生活的只有 250 种。然而长腹剑水蚤属和隆剑水蚤属的小型种类丰度很大。某些剑水蚤具有特化的触角,用于捕食小型浮游动物。

属于**猛水蚤目**的大多数桡足类(图 4.10d)生活于近岸或与海底群落有关。约 20 种为终生浮游生物,特点是个体很小,体长不到 1 mm,身体分区不显著。虽然一些种类分布广泛,并有季节性或局部性的繁盛,但在浮游生物群落中的生态作用似乎不是很大。

磷虾(图 4.10i—j)组成了海洋甲壳动物的另一重要类群。共有 86 种。这些虾状的动物个体相对较大,许多种体长可达 15～20 mm,有的种超过 100 mm。**南极磷虾**为南大洋的一种鲸食,它的数量巨大,为许多大型动物的饵食,同时该种也是渔业捕捞对象(见 5.2 和 6.1 节)。磷虾是快速游泳的种类,由于视觉发达及回避能力强,用大型网采样一般是不充分的。其他种类的磷虾构成北太平洋、北大西洋和北极海区浮游动物产量的主要部分,并构成该海区鱼类(鲱、鲭、鲑、沙丁鱼和金枪鱼)和海鸟的重要食物。磷虾为杂食性,食物

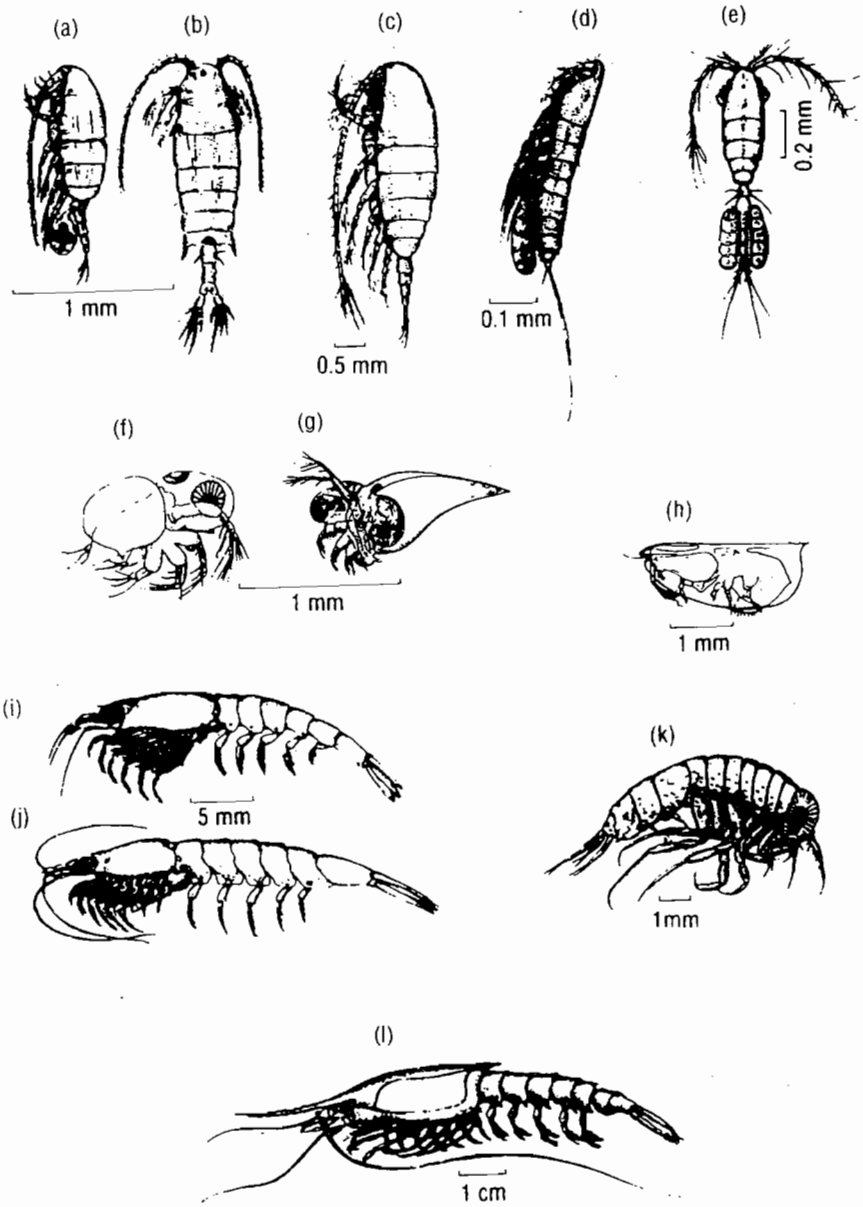


图 4.10　浮游甲壳类

蜚水蚤桡足类：(a)长伪蜚水蚤 *Pseudocalanus elongatus*；(b)典型刺水蚤 *Centropages typicus*；(c)飞马蜚水蚤 *Calanus finmarchicus*；(d)小毛猛水蚤 *Microsetella norvegica*；(e)拟长腹剑水蚤 *Oithona similis*。枝角类：(f)刘氏圆囊蚤 *Podon leuckarti*；(g)诺氏三角溞 *Evadne nordmanni*；(h)一种介形类 *Conchoecia elegans*；磷虾：(i)*Thysanoessa inermis*；(j)*Meganyctiphanes norvegica*。(k)一种端足类 *Themisto abyssorum*，(l)蚤颚糠虾 *Gnathophausia zoea*。

中有碎屑、浮游植物和各种小型浮游动物。较大的种类还能捕食鱼类的幼体。与桡足类类似，磷虾幼体根据其生长和蜕皮也分为一系列不同的发育期。

端足类(图 4.10k)的身体侧扁,以此与其他甲壳类相区别。通常占整个浮游动物的一小部分。拟长脚蛾 *Parathemisto gaudichaudi* 为两半球较高纬度区的广分布习见浮游种。该种成体是自由生活的肉食性者,以桡足类、毛颚动物、磷虾和幼鱼为食。然而许多大洋性端足类常常附着于管水母、水母、栉水母或纽鳃樽上,或作为这些动物的捕食者,或作为寄生者。与桡足类和磷虾不同,端足类为直接发育;幼体从孵化囊中出来就像一个小成体。

介形类(图 4.10h)通常是浮游动物群落中的次要成员。这种甲壳类有一个独特的双瓣的外骨骼,身体可缩入瓣壳中。多数个体很小,尽管深水种巨介虫直径超过 20 mm。有关这类动物的摄食习性研究得很少,一些种类被认为是腐食者。

尽管淡水**枝角类**超过 400 种(包括习见的水蚤),生活于海洋的这种原始的甲壳类只有 8 种(图 4.10f～g)。虽然有些枝角类在外海为季节性繁盛,海洋枝角类仍然喜欢近岸和半咸水。由于它们以**孤雌生殖**方式进行单性繁殖(即生殖过程没有雄性,也不经过受精),当环境条件优越时能迅速增大种群数量。

糠虾(图 4.10l)已列于表 4.1 中,因其在浮游生物群落中不属于重要成员,为完整起见这里仅提及一下。这类动物部分时间停留在海底,只有在夜间或是形成生殖集群时才升到上层水体中。少数大洋种生活在近表层水,多数种生活在较深处,数量最大且了解最多的种生活在河口和近岸,在亚洲部分沿岸一些种类成为捕捞对象。

最高等的甲壳动物是**十足目**,包括虾、龙虾和蟹。多为底栖生活,少数浮游或游泳生活。浮游种类包括大约 210 种虾,典型的代表体长 10～100 mm 或更长,因而属于较大型的浮游动物。它们游泳能力强,能躲避普通的浮游生物网。白天多数生活在 150 m 以下。通常为杂食或捕食性,以桡足类、磷虾和其他浮游甲壳类为主要食物。外海水层虾类的密度为 1 个/200～2 000 m^3 这一量级,但它们是多种鱼类(包括金枪鱼)、海豚和鲸的重要饵料。

脊索动物的两个类群是浮游动物群落的重要成员。**有尾类**与底栖被囊动物亲缘关系较近。因与底栖近缘种的幼体期极为相似,因此又称为**幼形目**。幼形目个体类似蝌蚪,体部圆,内含所有主要脏器,具有较长的肌肉质尾。多数种类分泌粘液形成一个球形囊并居住其中。身体一般长几毫米,而球形囊长约 5～40 mm。尾部运动能产生水流通过覆盖网目的滤器进入粘液囊,而较大的悬浮颗粒被阻挡,当水流经粘液囊时还需通过另一个滤食器将微型浮游生物和细菌收集起来送进口中。滤器周期性堵塞,粘液囊被不断抛弃,这种活动每天重复十几次,几分钟之内就能分泌产生一个新的粘液囊。遗弃的旧囊密度可高达 1 000 个/ m^3,它们可促进**"海洋雪花"**的形成,该术语指来自活体生物的无定形颗粒物质的大量聚集。遗弃的旧囊代表着丰富的食物源并为水中其他生物的附着提供了附着面,因此,水体中的细菌和原生动物很快定着下来。幼形目生物生长迅速,世代周期短(1～3 周),是浮游动物中最习见的类群之一,近岸及陆架区水域中尤其丰富,密度可达 5 000 个/ m^3,在所有大洋中分布着大约 70 种左右。

纽鳃樽构成尾索动物的另一纲。这类动物通常仅出现在暖水表面或近表面水域。个体胶质圆桶状,两端开口,通过肌肉收缩抽动水流经过身体产生运动,水流同时带来食物颗粒,被体内不断分泌形成的粘液网粘住,靠纤毛摆动将食物送至咽部被摄食。主要食物为浮游植物和细菌,大小从 1 μm 到 1 mm。纽鳃樽常密集成群,摄食率高,其摄食行为能

显著降低周围水体中小型生物的密度。纽鳃樽的生活史较特殊(图 4.11),有性生殖与无性芽生交替进行。每种纽鳃樽存在两种不同的形式:无性形式为**单生**个体,1～30 cm 长,出芽生殖产生由数百个个体形成的长达 15 m 的链状群体,链状群体中的每一个**聚合体**均为雌雄同体,能产生精子和单一卵子,但通常不进行自体受精,因为卵和精子不同时成熟。异体受精后,单一胚胎在母体内发育,最后穿过亲体体壁成为幼年的、能自由游动的单一个体,它再次继续进行无性的出芽生殖。纽鳃樽和相近的有尾类是 r-选择种的一个典型例子(参看 1.3.1 节),具有极其快速的生长率和短的生活史;因此,它们能产生大规模种群,以对有利的条件做出反应。

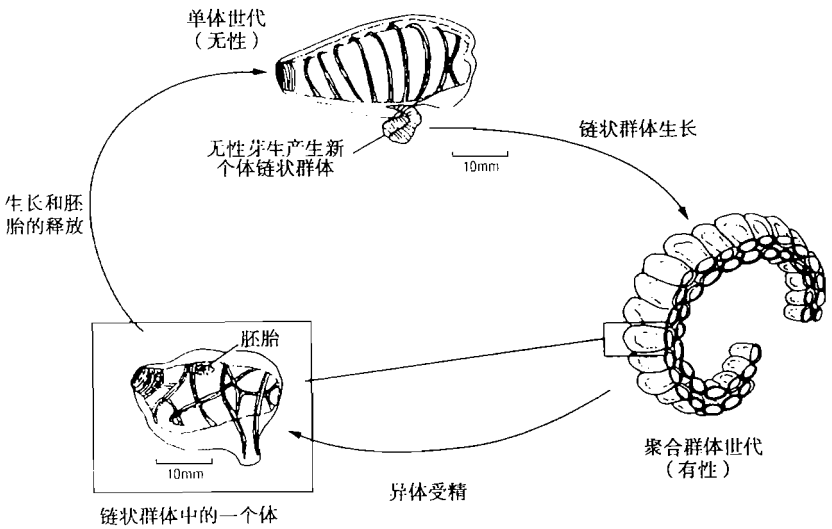


图 4.11 纽鳃樽的生活史

问题 4.2 你能否解释为什么纽鳃樽能演化出两种不同生殖方式的复杂的生活周期?

4.3 季节浮游生物

某些海洋底栖无脊椎动物没有自由游泳的幼虫期。它们的幼龄个体一旦从卵中孵出就作为小型成体附着在海底,或者直接从它们的母体上生出。但大约 70%的底栖种将卵或胚胎产入水中,孵化出的幼虫便成为浮游群落的一部分。根据种类不同,这些季节浮游的幼虫在附着于底质上变态为成体之前,要经历几分钟到几个月(个别甚至几年)的浮游生活。在浮游期间,幼体随水漂浮,扩散离开亲体种群。

底栖无脊椎动物中常见的季节浮游幼虫见图 4.12 中说明。底栖的螺、蛤类产生带壳的**面盘幼虫**,它具有显著的纤毛膜称作面盘,用于运动和摄食。固着的藤壶通常具有 6 期自由生活的**无节幼虫**,与桡足类和其他浮游甲壳类的无节幼虫类似,不同处是其外骨骼的

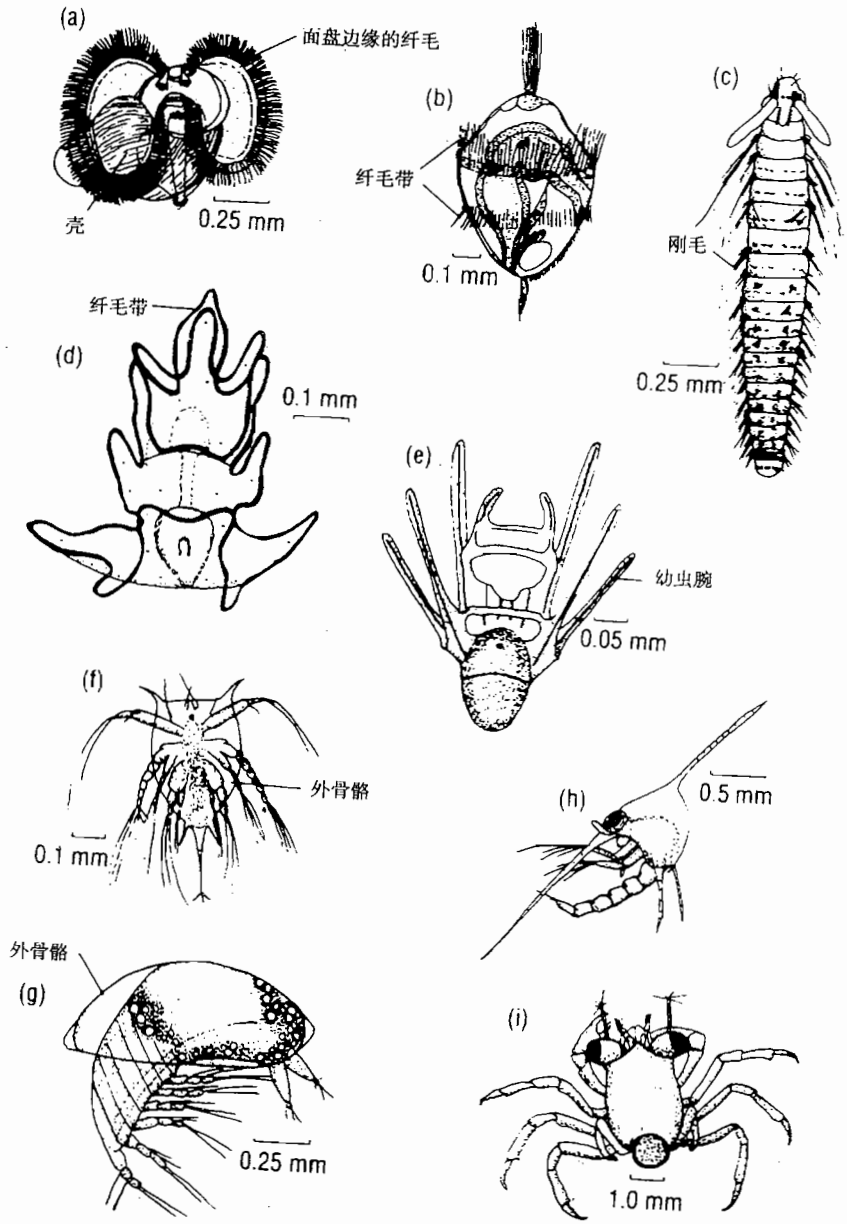


图 4.12　底栖无脊椎动物季节浮游幼虫

(a)海螺的面盘幼虫;(b)多毛类的担轮幼虫;(c)多毛类后期幼虫;(d)海星的羽腕幼虫;(e)海胆长腕幼虫;(f)藤壶的无节幼虫;(g)藤壶的腺介幼虫;(h)蟹类的蚤状幼虫;(i)蟹类的大眼幼虫。

前缘有两个特有的侧突;无节幼虫发育到**腺介虫**后即固着变态为成体。海星、海胆、海参及其他底栖棘皮动物有多种类型的季节浮游幼虫,部分列在图 4.12 中。分属不同门的底栖蠕虫类也有明显的幼虫期,如多毛类产生**担轮幼虫**,具几个纤毛带,最终在定着之前发育出体节和附肢。底栖十足类(如蟹)有一系列由蜕皮所标志的浮游幼虫期。蟹的幼虫最初

为**蚤状幼虫**，最后在定着之前发育成**大眼幼虫**，类似于小成体。以上几种常见的幼虫类型只是浮游生物群落中常见的季节浮游幼虫的几个例子。

生活在浅水的底栖无脊椎动物通常具有浮游性幼虫期，而深海种一般缺少浮游期，代之以直接发育，或具有护幼行为。这可能与深水中缺少供浮游幼虫摄食的悬浮食物有关。温带及冷水近岸水域的底栖无脊椎动物的季节浮游幼虫，随温度的升高及浮游植物丰度的增加而出现季节性变化。在热带水域，底栖无脊椎动物的生殖活动基本上是连续的，但也具有与其他环境因素（如降水）相关连的生殖高峰，因此，在这些海域，季节浮游幼虫一年四季都有，只是丰度不同而已。

鱼卵和仔鱼（图 4.13）也是季节浮游生物的重要组成部分，被称作**鱼类浮游生物**。一些鱼类将卵产于基质上，如鲑鱼产卵于流水的砾石中，鲱鱼产卵于海藻上或直接产在海底上。但许多海洋鱼类产生自由漂浮的浮游性卵，如沙丁鱼、鳀鱼、金枪鱼和其他多种经济鱼类。这些浮游卵典型地呈圆形、透明及小型，直径一般在 1～2 mm。卵黄含量有多有少，是胚胎及新孵出幼体的营养来源。某些卵也含有脂肪球，显然有助于漂浮。

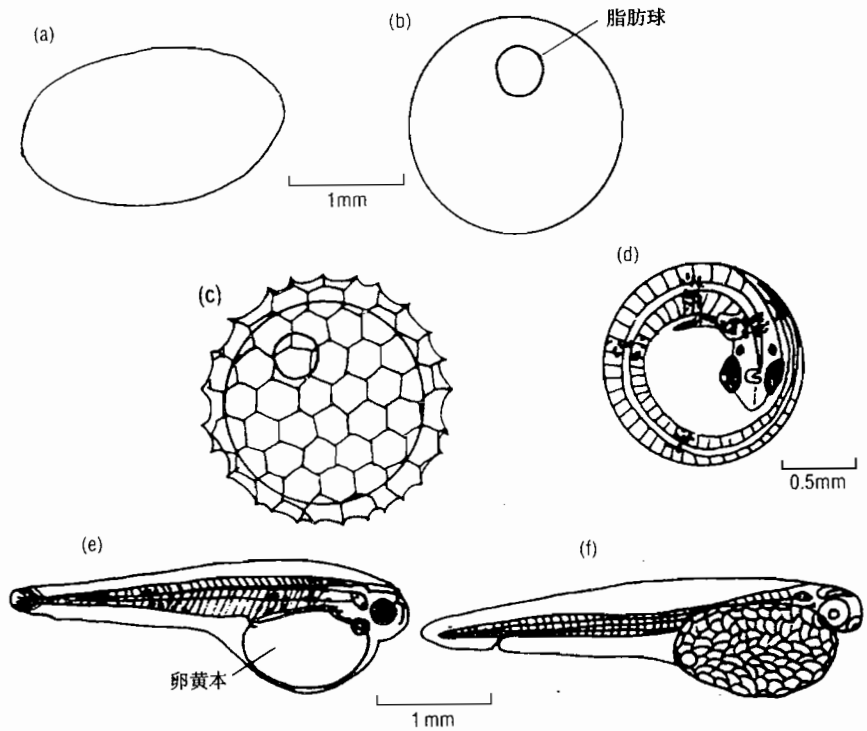


图 4.13　季节浮游鱼卵和鱼类幼体

(a)鳀鱼卵；(b)鲭鱼卵；(c)灯笼鱼卵；(d)在卵中发育的鳕鱼卵胚胎；(e)刚孵化的鳕鱼幼体；(f)刚孵化的沙丁鱼幼体。

与底栖无脊椎动物的浮游性幼虫一样，浮游生物中的鱼卵的出现，也依赖于成体的生殖周期，而这又与环境变化密切相联。每个种的卵发育具有种的特异性，但都与周围海水

温度密切相关，冷水能使卵孵化延迟。卵一般在产出后的几天至几周之内孵化。鱼类产卵量十分巨大，每个雌体鲽鱼能产 250 000 个卵；黑斑鳕产 500 000 个；鳕鱼产卵百万以上。若这些数字乘以产卵雌鱼总数，则每年的鱼卵产量将大得惊人。单就英吉利海峡的沙丁鱼卵来说，估计就超过 4×10^{14}个。显然，这些鱼卵孵化出的幼鱼很少发育为成鱼，多数成了终生浮游动物及成鱼的饵料。

一般来说，不论是鱼类还是底栖无脊椎动物，卵的大小与产卵量存在着反比关系。产出数量巨大的小型卵与产出少量的大型卵其各自的选择性优势何在？

卵的大小受两种不同的生活类型的影响。某些种产大型卵，但受限于大小和能量，产卵的数量较少。大型卵含卵黄多，孵出的幼体比小型卵孵出的要大。较大的幼体有较高的存活率，很可能是因为它们已经足够大，不能再成为某些浮游捕食者的饵食了，而且它们行动更敏捷，能够更好地逃避捕食者。而另一方面，许多种类产出大量的小型卵，含有很少甚至没有营养物质供胚胎发育。孵化出的幼体很小，很柔弱，易被捕食，而且一孵出就立即开始摄食。死亡率比大型卵孵出的幼体高得多，但这种高死亡率由卵的巨大数量得以补偿。

刚孵出的几天中，仔鱼仍以身体下部囊中残留的卵黄为营养来源，直到口与消化道发育完全。孵黄耗尽后，仔鱼才开始摄食，并完全依赖于浮游生物中现有的适宜饵料。这种依赖性持续至整个浮游生活期结束，这需要数月的时间。即它们已长得足够大被划归为游泳生物，而能主动地游泳去寻找索饵场。而在此期间，幼鱼相对于大型的浮游动物和游泳生物等水层捕食者来说是相当脆弱的。因此浮游期死亡率很高，只有一小部分幼鱼存活到成体。例如，据估计，鳕鱼早期幼鱼的死亡率高达 99.999%。

4.4 垂直分布

前面根据浮游动物的个体大小、栖息环境、分类位置以及浮游生活的时间长短对其进行了分类。浮游动物还根据所在水体中的不同深度分类。

始终生活于海水表面而且部分身体伸到空气中的种类称为**漂浮生物**。由于它们移动的动力来自风而不是水流，有时被划为较特殊的一类。还有些种类生活于海水最上层几毫米至几十毫米的水层中，也称为**漂浮生物**。但两种漂浮生物在生态学上难以区分，这里放在一起讨论。这一类群在热带水域比较丰富，下面大多数例子都是典型的热带种。

漂浮生物的种类包括群体的有刺胞类的僧帽水母(图 4.7a)、帆水母及其近亲，它们都具有浮于水面上的充气漂囊。僧帽水母下垂很长的触手，可捕食水面以下较深的浮游动物和小鱼。帆水母的触手较短，只能捕食接近水面的桡足类、甲壳类幼体、鱼卵和磷虾。尽管它们长有带刺细胞的触手，仍然被海龟和几种生活在水表的软体动物摄食。海蜗牛能依靠其粘液产生一串串的气泡，使身体倒悬在海水表面漂浮。它捕食僧帽水母、帆水母和其他漂浮生物。海神鳃是裸露的，或称海蛞蝓，也是倒立浮在水面，它能将空气吸入并储存在特有的消化囊之中。也是以僧帽水母和帆水母为食，并将刺细胞与组织一起摄食。海神鳃具有将刺细胞吸收而不引起针刺放出的神奇能力，它接着可把刺细胞用纤毛传送到裸鳃背面外乳突顶端的特化囊中。在那里，刺细胞成了它自己的防御捕食者的工具，当受到扰

动时就放出刺针。游泳者曾接触到冲刷至海滩的海神鳃;据说那种刺痛的感觉要持续好几个小时。其他漂浮生物群落的成员中包括了外海中惟一的一种昆虫,属于半翅目海水龟属。这些无翅的海上步行者无法忍受海水的浸泡,只限于捕食最表层的生物,包括漂浮的刺胞动物及桡足类中的漂浮种。

在表层海水中也生活着更小的动物。浪花破碎产生的气泡在表层浮垢中积累了有机物,成为细菌生活的富营养基质,常浓缩成一层薄膜。在只有几个毫米厚的表层海水中包含着比其下层海水高 10～1 000 倍的细菌,由此,它们构成了漂浮生物的重要组成部分,成为大量原生动物(如砂壳纤毛虫)的食饵。由于高强度光照抑制了光合作用,这一水层中的浮游植物极少,细菌和原生动物构成了啃食性桡足类的主要食物。而且许多季节性浮游的无脊椎动物幼虫及某些鱼类的卵和幼体也经常出现在这一层海水中。实际上,某些鱼(鳀、梭鱼)的卵浮力很大,粘在表面膜上,最表层数厘米厚的海水支撑各种鱼类幼虫的漂浮。某些鱼几乎一直停留在近表水面,而另外一些鱼类以及某些其他类型的浮游动物只是漂浮生物的暂时性成员,通常是在夜间迁至表层捕食。在海－气界面生物的积聚为各种海鸟(海燕、剪嘴鸥、管鼻鹱)提供了一个重要的摄食区。多数海鸟具有适于在水面啄食的长而扁平的嘴(见 6.5 节和图 6.2)。

在海气界面,漂浮生物需要适应哪些特殊的环境特点?

这一水层接收高强度的红外线和紫外光,后者对许多生物是有害的。高的光强抑制了浮游植物的生产。由此,这里的浮游动物即使有也很少是严格草食性的。在天气平和时,该区域的温度和盐度 24 小时变化最为剧烈,虽然混合作用造成了与上层 2～3 m 水体不易分别的温盐体系。暴风雨时,该区域的永久栖息者要经受大浪的激烈影响,而漂浮生物(如潮间带种)则要受到来自海洋与大气捕食者的双重威胁。

漂浮动物生活在高光强度的水区,面对依靠视觉捕食的捕食者,它们有何防御措施?

有些漂浮生物,尤其是蟹和鱼的幼体几乎完全透明,难以用视觉进行辨认。但许多热带漂浮种(如帆水母、海水龟、海蜗牛、海神鳃)具有耀眼的紫蓝色素。据说这些色素可对高强度的紫外光照射有抵御作用,同时也是一种保护色,使捕食者难以在蓝色的热带海洋中找到它们的猎物。海蜗牛和海神鳃展现**反荫蔽**特点,即体表水下部分的颜色比水上部分浅,这也可防御捕食者。从水下接近捕获物的海洋捕食者,如鱼类,会看到这些软体动物较明亮的下表面衬以明亮的蓝天背景,而对于来自空气中的捕食者,露出水面的深蓝色与海水深暗的蓝色相混,难以分辨。保护色不是漂浮生物的惟一防御机制。例如,一些漂浮桡足类受捕食者攻击时,有跳出水面的能力。

在马尾藻海发育成一种特殊的表层群落。由一种漂浮生活的海藻即马尾藻形成了面积很大的栖息环境,构成了由 50 多种动物组成的独特的群落。据估计,该群落的马尾藻湿重在 4～10 百万吨。在海藻中生活的动物基本上是底栖生物,包括水螅、海葵、蟹类、虾类及其他甲壳动物。一些蟹和鱼类等**特有种**(即只局限于这种特定生境的生物)形成特殊的伪装保护,其外观形状与颜色与马尾藻极其相像。

这一区域往下延伸 200 m 或 300 m 属海洋**上层带**(图 1.1)。许多浮游动物是该区的终生栖息者。另一些种类在夜间也迁移至该区。只有在白天也生活在 300 m 以上水体中的浮游动物才是真正属于海洋上层带的。海洋上层带与真光带和弱光带相一致(见 2.1.2

节和图 2.5),这里支持着种类繁多数量巨大的生命。许多食植动物和杂食性动物生活在这一水层,包括小型甲壳类(如桡足类),有壳翼足类,纽鳃樽、幼形类以及季节性浮游幼虫。多数种类个体小且透明。

海洋**中层带**(图 1.1)从上层带底部至 1 000 m 左右水深,白天生活于此区的动物称为海洋中层种。许多中层浮游动物的个体要比上层的同类要大。在这一无湍流的深水层,即使一些脆弱的,胶质透明的浮游动物也变得多样化并增大个体。如,现场观察到,一种深海的幼形类分泌的粘液网达 2 m,管水母类的群体可伸达 40 m 长,是目前已知最长的动物。生活于其中的一些动物(如磷虾)至少部分是植食性的。它们在夜间迁移至上层带取食浮游植物。然而许多种是肉食性或碎屑食性者,取食较大的食物颗粒。

从上层沉降下来的颗粒有机物,尤其是粪球,由于永久温跃层产生的密度梯度(密度跃层),使之在水深 400～800 m 处积累起来。这种丰富的食物源被细菌分解,同时也被群集在该水层的浮游动物所摄食。分解作用与动物的呼吸作用导致大量的耗氧。这些生物过程导致形成**低氧层**,使溶解氧浓度从正常的 4～6 mg L^{-1}降至 2 mg L^{-1}以下。在某些海域甚至接近无氧层。低氧层的形成也包括一些物理因素。在海水表面氧气得到大气的补充,携氧表层水的下沉将氧气带至深水区。因此,低氧层标志着氧气最小物理补充的中间深度,同时也表明这是一个高耗氧层。某些种像"吸血鱿鱼"(*Vampyroteuthis infernalis*)似乎是专门适应生活于低氧层的永久性栖息者;其他一些种不时地迁入或迁出该水层。

许多中层带的动物个体一般带有红的或黑的色彩。例如,所有在白天生活在 500～700 m 以下的虾类都呈现一致的鲜红色;而生活于较浅水层的动物是透明或半透明的。同时许多中层带的浮游动物及鱼类有很大的眼,以增加对蓝绿波长的光的敏感性;这些光是太阳辐射光中穿透水层最深的光,也是大多数发光生物光谱中的光。

问题 4.3　深海浮游动物对红色的适应意义何在?

生物发光指由生物本身产生并发出的光。已知的发光海洋生物有细菌、腰鞭毛虫、许多浮游或底栖的无脊椎动物以及某些鱼类。两栖类、爬行类、鸟类和哺乳类不具此种功能;淡水中只有一种无脊椎动物已知是发光的。虽然许多浅水种类有发光现象,但在 1000 m 以下的深海,生物光是那里惟一的光源,因此生物发光显得格外重要。在中层的弱光带,90%以上终生栖息的甲壳类、胶体状浮游动物、鱼和乌贼可发光。

生物发光的生物化学尚未完全搞清,显然依种而异。一般说来,生物光是在荧光素酶的作用下氧化有机物荧光素的结果。参加反应的化学物质在活细胞内合成。然而,已知孔鳐鱼 *Porichthys* 却通过取食发光的甲壳类来获得荧光素;而在这种甲壳类不存在的海区,这种鱼即使具有荧光素酶也不能发光。在生物发光的化学反应中,能量不是以热的形式释放,而是用来激活一种叫作氧合荧光素的分子。被激活的分子(以 * 号表示)以光子的形式将能量释放出来,也就产生了光。

$$\text{荧光素}+\text{氧}\xrightarrow{\text{荧光素酶}}\text{氧合荧光素}^{*}\longrightarrow\text{氧合荧光素}+\text{光}$$

上述反应在特殊的**光细胞**内或在**发光器**中完成。

生物发光在海洋中可能用于各种方式的通讯联络,但对于许多种的光信号行为学及生态学意义尚不了解。某些浮游生物种受扰动时发光,被认为是对捕食者的防御性反应。

当受扰动时，一些水母、管水母、栉水母、介形动物和深海乌贼能抛弃发光的触手或释放一团荧光物质引诱捕猎者，而隐藏的动物本身趁机逃离。一些浮游种类利用生物光做掩护，在白昼光线穿透的海水背景中以生物光作为反光系统，消除动物体的轮廓。有眼动物利用生物光在同种个体之间互相传递信号。例如磷虾在被捕猎者追逐或群集生殖时，可以对同种其他个体发出的荧光做出反应，以形成密集的种群。一些管水母和深海鱼类利用生物光引诱猎物靠近，节省了四处搜寻猎物需消耗的能量。显然，发光能力在许多生物中是独立演化而来，其作用也各有不同。

某些**深层带**种也能发光。它们栖息在从1 000 m到3 000或4 000 m深水层。生活在4 000 m以下的**深渊带**种也能发光(图1.1)。该带中的浮游动物和鱼类，体呈暗红色或黑色，眼比中层的种类要小。远离富有生产力的表层水域，物种及个体数量均稀少。

太平洋几个海区的浮游动物生物量随深度增加而减少(图4.14)。平均来讲，1 000 m处的网采浮游生物量比表层水低1～1.5个数量级；从1 000到4 000 m又低一个数量级。生物量随深度呈指数递减，一般与深水种世代时间的增加和生殖率的降低是密切相关的。

另一种垂直分布的划分包括那些生活在近海底的水层或与海底暂时性直接接触的浮游种。这些动物被称为**浅海底栖种**或**底层种**，包括多种甲壳类，特别是虾与糠虾，也适用于鲆、鲽等底栖鱼类。在水不太深的地方，这些种类在夜间可以游离海底。

这里的水深划分系统基于随海水深度增加环境条件的改变，及在不同深度生活的动物各自演化成不同的适应对策。但要强调一点，这里的垂直生态带是人们主观随意划分的，个体和种在这些水层的分布是不均匀的(图4.22)。许多动物在不同的水层活动，较深的中层带、深层带和深渊带之间并没有严格界限。而且，某些种

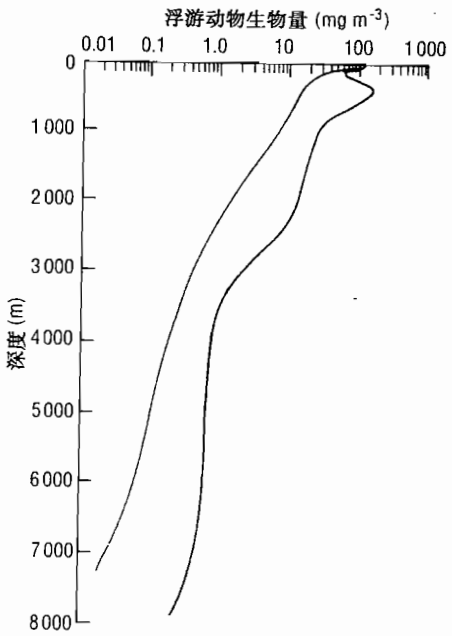


图4.14　西北太平洋(45°N，粗线表示)及热带(6°S，细线表示)海区7月份浮游动物(不包括腔肠动物和纽鳃樽)网采生物量(水深0～8 000 m)。

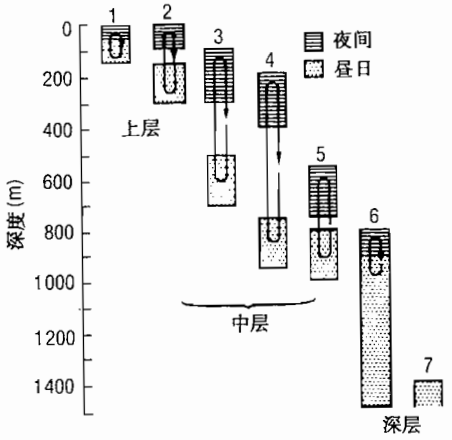


图4.15　生活在不同垂直水层带的浮游虾类周日迁移模式图解。打点区和影线区分别表示不同类群昼夜密集区的水深范围。每个类群(1～7)都是占据相似深度范围的不同种类的组合体。

类的垂直分布随纬度不同而变化。对于能忍受巨大水压变化的冷水种尤其如此。如毛颚动物钩状真虫(*Eukrohnia hamata*),在极地生活于近表层,而在低纬度区只发现于低温的深水中。

4.5 周日垂直迁移

浮游生物最典型的行为特征是 24 小时周期内的垂直迁移,通常称为周日垂直迁移,日指白天,与夜相对,周日是以 24 小时周期出现的节奏。**周日垂直迁移**(DVM)一般特点是夜间生物向表层移动,而白天向深水层迁移。这种现象从"挑战者号"探险航行(1.4 节)时即已知道;但对于 24 小时内有节奏运动的普遍性及生态意义至今尚无满意解释。在浮游动物的所有重要类群中都有些种类有周日垂直迁移习性(包括淡水种),如已知的腰鞭毛虫和游泳生物(头足类和鱼类)。周日垂直迁移出现在许多(不是所有)表层和中层水区的浮游生物中,深水种类研究甚少,但已知一些深海虾类(图 4.14)也有此习性。

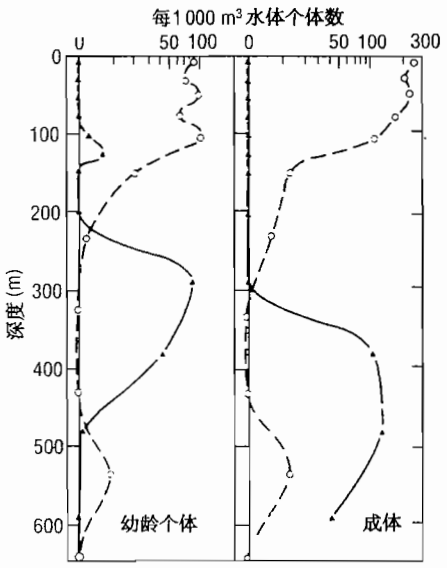


图 4.16 加利福尼亚海流中某站位半驼磷虾 *Euphausia hemigibba* 幼龄个体及成体的昼(实线)夜(虚线)分布

由于有周日垂直迁移现象,白天与夜间在同一海区同一深度的浮游生物拖网种类组成和总生物量始终不同。图 4.16 是加利福尼亚离岸海域磷虾幼体和成体在夜间分布的比较。

问题 4.4 图 4.16 中磷虾垂直迁移的一般模式是怎样的?成体与幼龄个体区别何在?

每个种都有自己最适的昼夜栖息水深范围,并依生活阶段(如图 4.16 所示)和性别而有差异(例如,成体雌性飞马蜚水蚤是强迁移者,而雄性不是)。最适深度范围随季节、地理位置及天气状况的变化而有所不同(如云量、风暴、湍流等)。但一般说来,浮游动物迁移有以下三种形式:1. **夜迁移**特点是每日升降一次,即落日黄昏时开始上移,接近日出时由上层往下迁移。这是海洋浮游动物最普遍的迁移方式;2. **晨昏迁移**特点是 24 小时内两升两降。日落时上升到最小夜间深度,夜间有一次午夜下沉,日出时再次升至水表面,随后下降至白天的水深;3. **反向迁移**为最不常见的形式,其特点是白天升至表面,夜间下沉至最大深度。

周日垂直迁移距离有所差异。一般较大个体和善于游泳的种迁移距离大。但即使是小型的桡足类及被壳翼足类在 24 小时周期内也能迁移几百米;游泳能力强的磷虾和其他浮游虾类能迁移 800 m 以上。据测量,桡足类、藤壶和蟹的幼虫向上游动的速度是 10～170 $m \cdot h^{-1}$,磷虾游动的速率为 100～200 $m \cdot h^{-1}$。尽管迁移范围受温跃层和密度跃层的制约,但并不一定这样,动物在迁移过程中不但可以穿过巨大的压力变化,还能横穿强烈

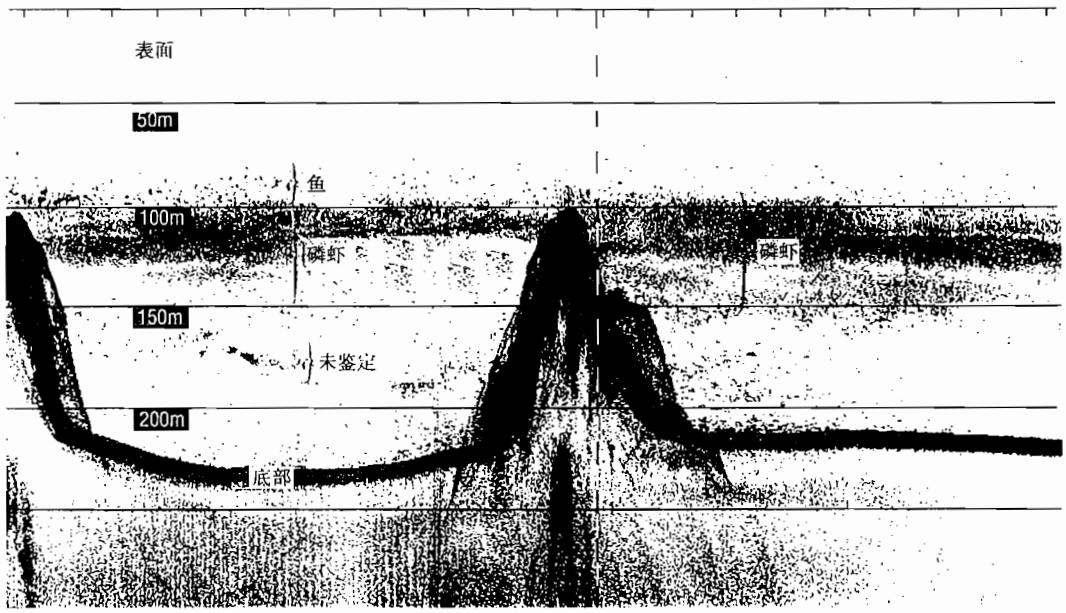


图 4.17　加拿大不列颠哥伦比亚萨尼奇内湾的回声深度记录显示白磷虾(90～150 m)、鱼类(75～100 m)及其他未知动物(175 m)产生的深度扩散层。鱼类以小点的形式出现,比鱼类更小但生物量丰富的磷虾则产生均匀的阴影图型。注意海底的不规则性,从 225 m 处伸出一凸起,达到 100 m 处。

的温度及密度梯度。

周日垂直迁移导致了动态的**深水散射层**(DSL_s)的产生。它是声纳探测到的声波反射层。在回声深度记录(图 4.17)中看起来像是假海底,最初认为它是由物理现象产生的。然而这些散射层具有 24 小时的移动节律,提示我们它是由于浮游生物的移动造成的。白天在 100～750 m 之间可记录到 5 个散射层。夜间,散射层升至水体表面并扩散,或者混合成宽带状向下延伸到 150 m 深。这些深水散射层常常是由于大型甲壳类(磷虾和十足目虾类)和具有声反射气鳔的小型鱼类(如灯笼鱼)引起的,但其他浮游动物(如异足类和大型桡足类)偶尔也能形成声波反射层。

自然光的明暗循环与周日垂直迁移和谐一致的事实说明,环境光强度的变化作为一种刺激,对启动和定时浮游生物的迁移具有决定性意义。光强变化、重力和静水压变化都可提示垂直迁移者在哪里确定迁移方向。自然光照的季节性及每日的天相变化(晴和阴,黑夜和月夜)都能改变特定种的迁移深度范围。在北极夏季连续光照下,迁移会完全受到抑制。日蚀产生的白天光亮度下降能引起动物的向上迁移。实验室中,迁移时间可能或不可能根据实验的光照黑暗周期改变。光照之外的因素对垂直迁移也起一定作用;其中一种可能的因果机制是饥饿,它驱使动物在夜色的掩护下向上迁移到食物更多的水层。

在说明光或其他因子促使浮游动物的垂直迁移时,并未解释为什么有那么多的种类都有这种行为。垂直迁移的适应价值到底在哪里?

为了回答这一问题,提出了多种假设,但对所有的种坚持用一普遍性的机制来做解释

是不现实的。重要的是承认下述的假设并不互相排斥，而且每一种假设对某些种可能比另一些种都更加适用。

一种假说是 24 小时生活在黑暗或近黑暗环境中的动物对于视觉捕食者来说不那么脆弱，白天下移即可做到这一点。向上迁移可使动物到达食物丰盛的水层。

相当多的证据支持这一假说作为海洋和淡水种类进行 DVM 的主要原因。例如，已有事实表明，当捕食鱼类比较丰富时，几种浮游动物的周日垂直迁移变的更加显著。同样，北大西洋一种长腹水蚤(*Metridia lucens*)45 年之久的研究表明，这种桡足类出现在近表面的时间长短因季节而异，在黑夜较短的夏季停留时间短。然而，当春季食物丰富时，动物在水表面停留的时间要比由昼日的时间预测的要长；当食物最丰富时，获得食物的重要性在这段时间内要超过回避捕食者的重要性。

第二种看法是，浮游动物在非捕食时停留在较深的低温水层中能使新陈代谢缓慢，保存能量。但至今尚未证明，在冷水中节约的能量能补偿迁移过程中游泳所消耗的能量。但游泳所需能量很小，一般只占基础代谢能量的百分之几。

第三种假说认为，在水体中垂直移动的浮游动物受到以不同方向和不同速度运动水流的影响。这样，它们在每次上升过程中都能碰到一个新的取食区，这里可能比它们夜间之前栖息水区的食物或多或少，但通过垂直迁移，小型的活动能力有限的浮游动物，既可避免过度摄食高生产力水区，又可避免留在食物缺乏的水区。然而关于食物浓度的实验操纵，对不同的种所得结果并不一致。某些情况下，垂直迁移受低浓度食物抑制，而另一些研究却相反。

周日垂直迁移的后果在生物学及生态学上都有重要意义。其中之一是，由于一个种的所有个体并不完全同时迁移，也不能迁移到同一深度，一个种群最终要失去一部分个体，并得到另外一些种群的个体。这种不同种群之间个体的混合，增加了遗传性的混杂，对于水平移动非常有限的种类来说尤其重要。

垂直迁移的另一重要结果是，它加速了真光带生产的有机物向较深水层的转移。呈阶梯状排列的迁移动物(图 4.15)在海洋食物链中占重要地位。每种迁移动物夜间从浅水层获得食物；在白天，这些物质被主动快速地转至深水层。植食性动物在真光带摄食浮游植物，然后迁移至较深水区，在那里排出粪球和其他的有机颗粒，并可以被深水的捕食者捕食。这些肉食性与腐食性动物依次在更大的深度内做垂直迁移活动。有机物质的主动垂直传递，不论它是以动物自身形式还是以粪球或其他废物的形式，都要比有机颗粒的被动沉降快得多。

4.6 季节性垂直迁移

某些种类的季节迁移图型随季节而改变，可能与生殖周期以及生活史中不同阶段对不同深度的选择有关。北太平洋的优势种桡足类的栖息深度变化剧烈。加拿大西海岸沿海水域中的新哲水蚤属一种 *Neocalanus plumchrus* 成体不摄食，在 300～450 m 水深处越冬，12 月至 4 月间产卵(图 4.18)。卵浮至表层，无节幼虫(见 4.2 节)在中层水深孵化并发育。无节幼虫在 2 月至 4 月间在近表层水中出现，在 3 月至 6 月初级生产力最高期间，种

群发育至桡足幼体5期。至6月初期,5期的个体从摄食的浮游植物中积累了大量的脂类,开始向深水迁移,在那里以贮存的脂类为生,并发育至6期交配,在冬季产卵。在外海水域,生活史略有变化,深水处(超过250 m)产卵出现在7月至2月间,早期桡足幼体首先出现在10月上层100 m深处。然而该种有连续的季节性迁移,往返于幼体发育的表层水与交配和产卵的深层水之间。北太平洋的另一种较大的习见种鸡冠新哲水蚤 *Neocalanus cristatus* 也具有与生殖期有关的类似的垂直迁移形式。成体分布在500至2 000 m之间,在深水中产卵;幼年期上移,生活在250 m以上水层中。

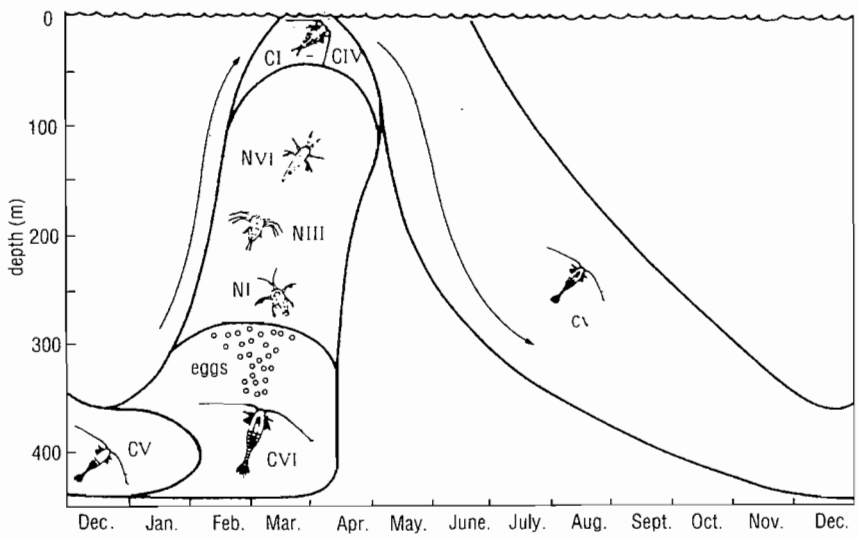


图4.18 加拿大不列颠哥伦比亚沿岸水域,桡足类新哲水蚤 *Neocalanus plumchrus* 生活周期图解。图中显示了一年周期内的卵、幼虫(无节幼虫Ⅰ～Ⅵ期和桡足幼体Ⅰ～Ⅴ期)以及成体(桡足幼体Ⅵ期)的水深分布。C－桡足幼体;N－无节幼虫。

图4.19表示北大西洋两种植食性桡足类,赫尔果兰哲水蚤和飞马哲水蚤的季节性和周日垂直迁移。在冬季的凯尔蒂克海,两种的桡足幼体5,6期从水表至大约100 m,分布相当均匀,昼夜差异性很小。春季(4月),两个种开始集中在浅层水域,进行周日垂直迁移。7月、8月出现了明显的温跃层,两个种的分布出现明显的隔离。赫尔果兰哲水蚤继续留在温暖的表层发育,并进行周日迁移;而飞马哲水蚤移动至温跃层以下的低温水层,对昼夜栖息深度的选择变化很小。9月末,两个种在白天都栖息在40 m以下,赫尔果兰哲水蚤仍保持其强烈的垂直运动,夜间向水表迁移。

问题4.5 赫尔果兰哲水蚤和飞马哲水蚤垂直迁移图型的季节变化有何优点?

南极磷虾在生活周期中也经历广泛的水深变化。磷虾的卵产于表层水,随后快速沉降至500～2 000 m深处孵化。然后,幼虫逐渐漂浮并游至表层水完成发育,幼龄个体和成体多见于表层或接近表层。据估计,整个生命周期至少2～4年。在此期间,不同发育期个体垂直迁移至流向不同的水系中,结果导致远离或返回朝向南极大陆。南极几种习见的桡足

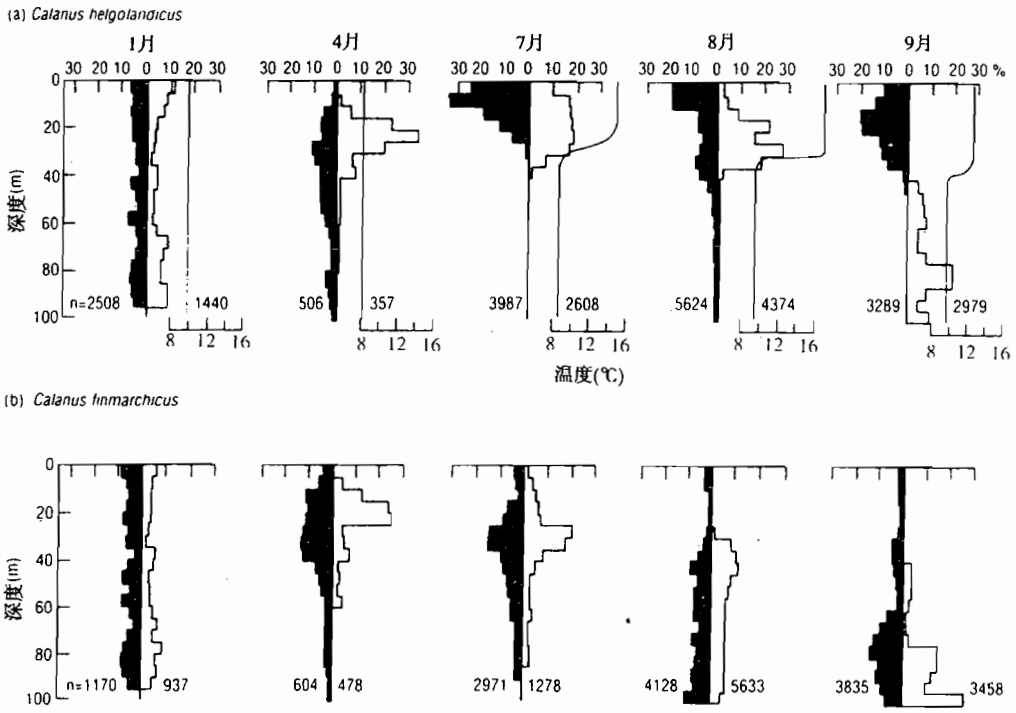


图 4.19 凯尔蒂克海赫尔果兰哲水蚤(a)和飞马哲水蚤(b)桡足幼体期Ⅴ和Ⅵ的昼(白)夜(黑)垂直分布的季节变化。每一网浮游生物的数目,以 5 m 间隔作为每一网总量的百分比作图表示。表示白天拖网的温度剖面,适用于两种。

类和毛颚动物具有相似的季节垂直迁移:在南部的夏季,各个种出现在表层水,由南极辐散带向北流动;冬季,这些种类出现在向南流动的较深水流中,在南极辐散带上升至表层。

一般只有温水和暖水种类或生活在上升流区的种类具有广泛的季节迁移。迁移的结果是幼体一般存在于生产力高的表层水,以获得足够的食物用于生长。在温带海区,夏秋之际当表层水的生产力下降时,幼体后期及性成熟的成体移至较深水区。这里温度低且缺乏营养源,它们进入**滞育期**,新陈代谢率下降,停止取食,靠在表层水贮存的营养物质获得能量。

不论周日迁移还是季节迁移都把迁移者置于流速不同、流向各异的水流中。尽管如此,海洋浮游动物种群仍保持其自身特有的地理分布区。每个种特有的季节性垂直迁移的图型,保证种群存在于适宜的栖息地(正如南极浮游动物)或生产量高的上升流水域(正像与北美和非洲西海岸上升流年周期密切联系的几个种)。类似的,周日迁移也使生物保持在最适栖息地。例如,河口种类的周日迁移与潮汐流的进入和流出相协调,使生物始终保持在河口处。在上述所有情况中,自然选择垂青于具有最适迁移周期的种类;所有那些个体的行为与当地物理环境不适应者都将从该地区消失。这种自然的结果表明,至少已知有一些种类在不同的地区具有不同的垂直迁移图型,进一步说明这些图型可以改变,以确保

种群在一特定地理区的持续生存。在不同种间和同一种群内迁移图型的变异性，似乎令人捉摸不定，这可能是为了使种群在不同水流区中都保持在最佳环境中的演化适应的结果。

4.7 终生浮游动物的动物地理学

动物地理学研究描述生物的分布，调查研究分布图型的生理和生态原因。这些研究也可能是历史性的，因为海洋动物今天的分布形式是由于在不同地质年代发生的事件及变化决定的。

与陆地环境相比，大洋环境中很少有物理阻隔妨碍终生浮游动物种群之间的混合和基因流动。但不同的水团之间存在着水文阻隔，各水团也具有各自独特的理化条件和生态特点。某些浮游动物分布广泛，适应着各种环境因子，而其他种类却被限制在狭窄的温度、盐度和其他因子范围内，成为它们栖居的某一特定水团的**生物指示种**。利用指示种概念来界定特定的水团，最常使用的指示种包括有孔虫、桡足类和毛颚动物，因为这些种的常规取样可采到足够的数量(例子见图 6.9)。

南北变化剧烈的温度梯度将大洋表层水分为几个主要的环境区，这在 2.2.1 部分已描述过了。尽管如此，大约一半的上层浮游动物从热带和亚热带水域至少扩展到部分温带水域。只有三分之一左右的上层终生浮游动物限制在热带和亚热带海区。更少的种类限制在冷/温带水域，其中包括几个**两极分布**的种类。两极种只分布在北极和亚北极水域以及南极和亚南极区，而不分布在中间的水域中。它们包括翼足类的蛾螺 *Limacina helicina* 和另一种蛾螺 *Limacina retroversa*，端足类的拟长脚蛾 *Parathemisto gaudichaudi*，管水母的北极单板水母 *Dimophyes arctica* 和几种硅藻。也有极为相似的南极种和北极种，说明它们有共同的祖先。如北半球的瓜水母 *Clione limacina* 与南半球的南极瓜水母 *Clione antarctica* 这一种对。二者虽然形态有区别，但都占据极地食物链中同一位置，它们只取食蛾螺 *Limacina helicina* 和另一种蛾螺 *Limacina retroversa*。两极同源可能是由于生物在连接南北两极海区的低温深水层中往复传递的结果。另一种理论认为，原来的世界分布种在低纬区受到其他浮游动物的竞争并被取代，留下的残余种群保留在高纬度海区。

在深水中，不同纬度间很少有水文阻隔(见 2.4 节)，相对而言中层及深层的浮游生物是广泛分布的。但它们决不是世界性种。因为许多种只限于其中一个大洋中。例如，据称北太平洋深水动物约有一半为特有种。大约 20%的北太平洋深水桡足类是南极种类。这并非不可思议，因为南极是各大洋深层水的重要来源地(见 2.4 节和图 2.17)。

从低纬到高纬度，上层浮游生物种类数目递减，这一现象与陆生动物相同。多数不同的浮游生物类群在冷水区种类稀少，有一些类群如异足类在亚热带圈(45°N～45°S)外甚至找不到一个代表种。随着物种多样性在高纬度海区的减少，存在一个相反的趋势，即冷水浮游种的个体数量大大增加。尽管已提出许多假说，解释造成物种多样性及丰度上的纬度差异，但对其实质原因仍存在着争论。

有比较大量的海洋浮游生物种被称作“环热带和亚热带种”。这些种分布于大西洋、太平洋和印度洋的暖水域中，包括许多漂浮性动物，如海蜗牛属的种、太平洋海神鳃(见 4.4 节)和表层浮游磷虾、毛颚动物、端足类以及其他主要类群的代表种。目前的这种广泛的分

布是由于世界性暖水团通过古代特提斯海的持续存在造成的。特提斯海(古地中海)从古生代到第三纪晚期(具体时间见附录 1)曾经存在了几亿年。许多浮游动物的暖水种则限制在一或两个主要大洋中,其分布可能与现今的阻隔有关(如巴拿马地峡),该阻隔封闭了以前主要大洋之间的通道。

人类影响浮游动物的分布吗?

诸如苏伊士运河之类的建筑已经对浮游动物的分布产生了影响。从 1869 年运河开通以来,据称约有 140 多种浮游动物从红海进入了地中海。偶尔船舶压舱水的排放也可能影响浮游动物分布(见 9.3)。据称,栉水母(*Mnemiopsis leidyi*)就是以这种方式从北美大西洋沿岸进入污染严重的黑海。两三年之内,这一捕食种的生物量在 1990 年达到 10^9t。据估计,它对黑海生物群落和鱼类资源的影响大大超过了所有其他人类因素的影响。

北大西洋与北太平洋被北美大陆分隔已有大约 1.5 亿~2 亿年。但从栖居生物来看,两大洋温带区之间有许多相似性(表 4.2)。丽水母(*Aglantha digitale*),毛颚动物的钩状真虫(*Eukrohnia hamata*),翼足类的蛞螺(*Limacina helicina*)和瓜水母(*Clione limacina*)都是这些海区包括北冰洋在内的共有种。另一方面,北太平洋与北大西洋的桡足类和磷虾的优势种则不同,尽管有一些种同为一属。以太平洋、北冰洋和大西洋之间的水流周期改变为标志的地质变化,已经影响到这些海区的种类的物种形成和目前的分布。目前,几乎没有向南的海流通过白令海峡,但正如假设的那样,不管何时,白令海峡一直是开通的,一直有一股海流从太平洋进入北冰洋。北冰洋与大西洋之间有较多的水交换。目前的分布情况表明,北冰洋曾是太平洋与大西洋之间许多浮游生物种扩散的通路。然而,在上新世和更新世期间,北冰洋海水降温导致许多种的不连续分布(分布于北太平洋和大西洋,而北冰洋中则无),进而演化成明显不同的种类。

无间断的环球大洋位于南极洲和非洲大陆、澳洲以及南美洲之间的南半球。在这一广阔海域的浮游动物,围绕南极大陆呈连续的环形分布,这一分布图形与同心圆形等温线及顺时针洋流循环相一致。但向北及向南的海流也存在,而且,如 4.6 节中指出的,在这些海流中的季节垂直迁移也维持着环绕南极大陆的种群。南大洋的浮游动物区系在物种数量上远高于北冰洋。这种差异可能与南大洋的较高生产力有关。

4.7.1 斑块分布

栖息在地理边界内的任一种生物,其个体的分布是非均匀的或随机的,而通常集合成不同大小的**斑块**。不论浮游植物还是浮游动物,以及其他海洋的或陆生动物都是如此。3.5 节已介绍了浮游植物分布的斑块性,与控制营养盐,因而也是控制植物生产的物理过程相联系,这一过程的空间尺度,从大洋涡旋到兰米尔环流。浮游动物的斑块可能与浮游植物的数量有关,或可能由其他因素引起。由于受到采集浮游动物方法的限制,研究和探测浮游动物水平分布的小尺度异质性(也称作微分布)要比探测和研究广阔的地理图型困难得多。一般在水中拖网几十米至几千米,结果所得采集距离内的个体平均数掩盖了任一种小尺度的图型。通过特别设计的采样程序,即采用斯库巴潜水和深潜器潜水观察,已经证明了浮游动物的微分布图形,解释小尺度斑块分布的方式有多种,都与物理、化学和生物过程有关。

表 4.2　北大西洋和北太平洋北部海区数量占优势的网采浮游动物种列于两列之间的种类在两大洋中都有发现

类　群	北大西洋		北太平洋
腔肠动物		丽水母	
环节动物		北斗浮蚕	
毛腭动物		钩状真虫	
	箭虫(*Sagitta serratodentata*)		秀丽箭虫
	大型箭虫		
端足类		太平洋长脚蛾	
桡足类	飞马哲水蚤		太平洋哲水蚤
	赫尔果兰哲水蚤		新哲水蚤
	挪威真刺水蚤		鸡冠新哲水蚤
	粗乳点水蚤		邦氏真哲水蚤
	克氏纺缍水蚤		长纺锤水蚤
	一种长腹水蚤		太平洋长腹水蚤
	长腹剑水蚤多种		拟长腹剑水蚤
		隆剑水蚤多种	
		小型小厚壳水蚤	
	挪威异肢水蚤		细小伪哲水蚤
			小拟哲水蚤
磷虾类	*Meganyctiphanes norvegica*		太平洋磷虾
	Thysanoessa longicaudata		*Thysanoessa longipes*
软体动物		一种蛞蝓(*Limacina helicina*)	
	蛞蝓(*Limacina retroversa*)		
		Clione limacina	
纽鳃樽		棱形纽鳃樽	

各种类型的水平和湍流混合会导致浮游生物种群的聚集与扩散。如 3.5 节所讨论的某些类型的混合(上升流),导致上升至水面的营养物富集、初级生产力高和浮游动物数量上升。其他形式的混合(下降流)对生产力和生物聚集起相反作用。垂直混合区的范围从很大的陆架坡折锋(3.5.4 节)到较小的冷或暖芯环(3.5.1 节),到更小的兰米尔环流图形,所有这些物理环境都能对相应空间尺度的浮游动物分布和丰度有所影响。尺度的差异见图 4.20,它说明了浮游动物(和浮游植物)的数量在千米尺度上的变化,而图 4.21 说明了在米尺度上浮游动物小尺度的块状分布。这些图形显示了水平方向上的块状分布,但浮游动物在垂直方向上也形成不连续的斑块。图 4.22 表明,桡足类在白令海的垂直分布;注意:种群在上层和中层带分布的垂直隔离,不同生活史阶段,以及雄性和雌性所栖息的具体深度。

引起浮游动物呈斑块分布的生物或生态因素有哪些?

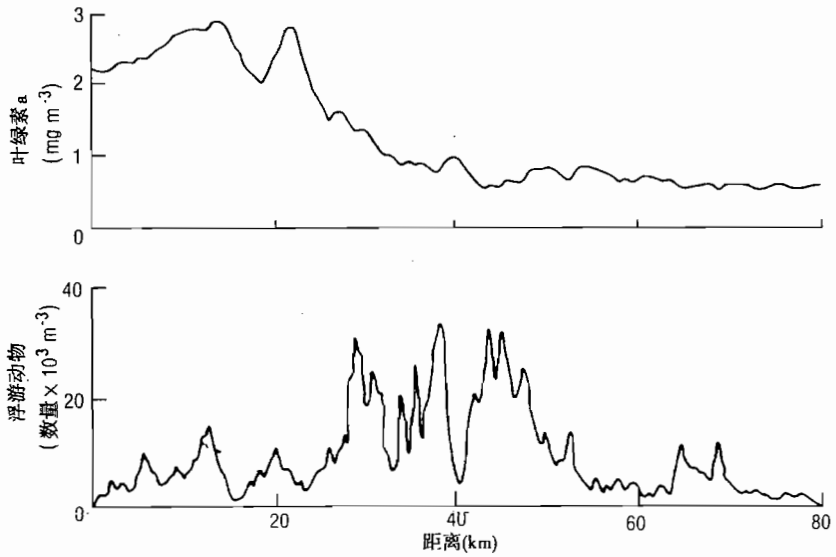


图 4.20 浮游植物(以 Chl-a 浓度表示)和浮游动物的斑块分布。来自 1976 年 5 月北海北部 3 m 水深的夜间数据。

浮游动物与其食物间的相互作用可以导致斑块分布。在月的时间尺度上,高的初级生产力引起高的次级生产力(如在沿岸上升流)。然而在较短的时间尺度上或在较小的区域内,浮游动物与浮游植物在高密度群集上是相互排斥的(图 4.20)。其根源可能是植食性浮游动物的大量捕食减少了浮游植物的数量。也可能在于浮游藻与浮游动物的生长率不同。浮游藻在适宜的光照和营养盐浓度条件下迅速增殖,而浮游动物由于世代时间延缓,其数量增加往往滞后很多。其结果是,当浮游植物数量达到高峰,营养物质减少时,浮游动物生物量仍然低,因为动物刚开始生长以对增加的食物来源作出反应。

某些种的生殖对斑块分布也起一定作用。浮游动物的生殖集群引起小规模的异质性分布,虽然其集群机制尚不知晓。而且,在一个群体或一个卵块中孵出的后代在扩散之前趋向于群聚一段时间。

由于南极磷虾数量丰富,对较高营养级的输出意义重大,而且自身有潜在的渔获价值,故该种的斑块分布受到格外的重视(见 6.1 节)。磷虾在索饵、摄食时,集结成群,但各自独立游动。而在其他时间,磷虾形成集群,个体朝着一致的方向,以相同的速度游动。这种集群的形成,可能是出于防御某些捕食者的目的,但另一方面,一些捕食者又可以追捕虾群,以使其猎物集中在一起。比如,在某些温带水域中,鲨鱼能驱赶磷虾形成紧密的集群,鲸还能产生一个泡沫"网"把磷虾包围在其中。一般说来,高密度群集的捕食者(如群集的水母、栉水母或鱼群)能迅速减少局部海区的饵料生物,使之产生斑块分布。

当某些动物垂直迁移时(看 4.5 节),如图 4.22 所示,个体和种的垂直斑块可以在 24 小时内变化。一般说来,迁移者在夜间比较分散,而在白天较深水处则形成比较稠密的集中。垂直分离可能是由于包括密度跃层和温跃层在内的物理过程,对光强的偏向,或其他

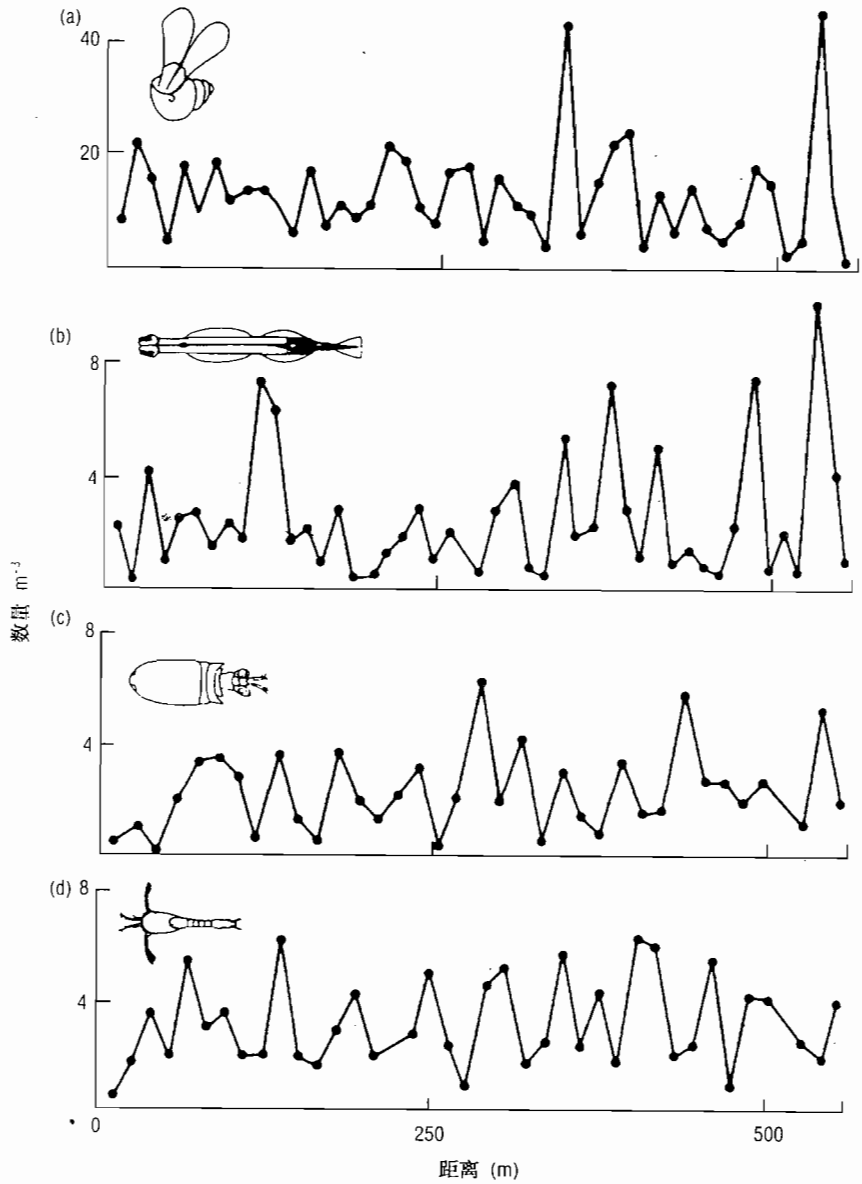


图 4.21　夏季白令海浮游桡足类群落的垂直分带

样品采自白日时间内。♀,雌性;♂,雄性;CV,桡足幼体第 5 期(看 4.2 节)

微环境的差异。最佳食物的分布、捕食或其他生物因素,也会导致垂直集中。

表 4.3 总结了产生浮游动物斑块分布的物理及生物过程。如上所述,其空间尺度从几千千米到 10 m 或更小的块状分布。浮游生物所形成的斑块的持续时间,根据形成分布的原因而有所不同。非常大的浮游动物斑块,如来自湾流的旋流圈中的浮游动物,可持续数月甚至数年。大型浮游动物(如磷虾)或游泳动物(乌贼、鱼类)的生殖集群只能持续数天,

而从生殖集群中孵出的浮游后代却能维持许多天以至几个月，因为它们的游泳活动能力比成体要差。兰米尔环流形成的斑块，只要风速与风向保持恒定就能维持下去；海浪的活动经常改变表层浮游生物的集群与扩散。由此，在水平尺度上，斑块从很大到很小是连续的，在持续时间上，从几千天到短暂的一刻也是连续存在的。

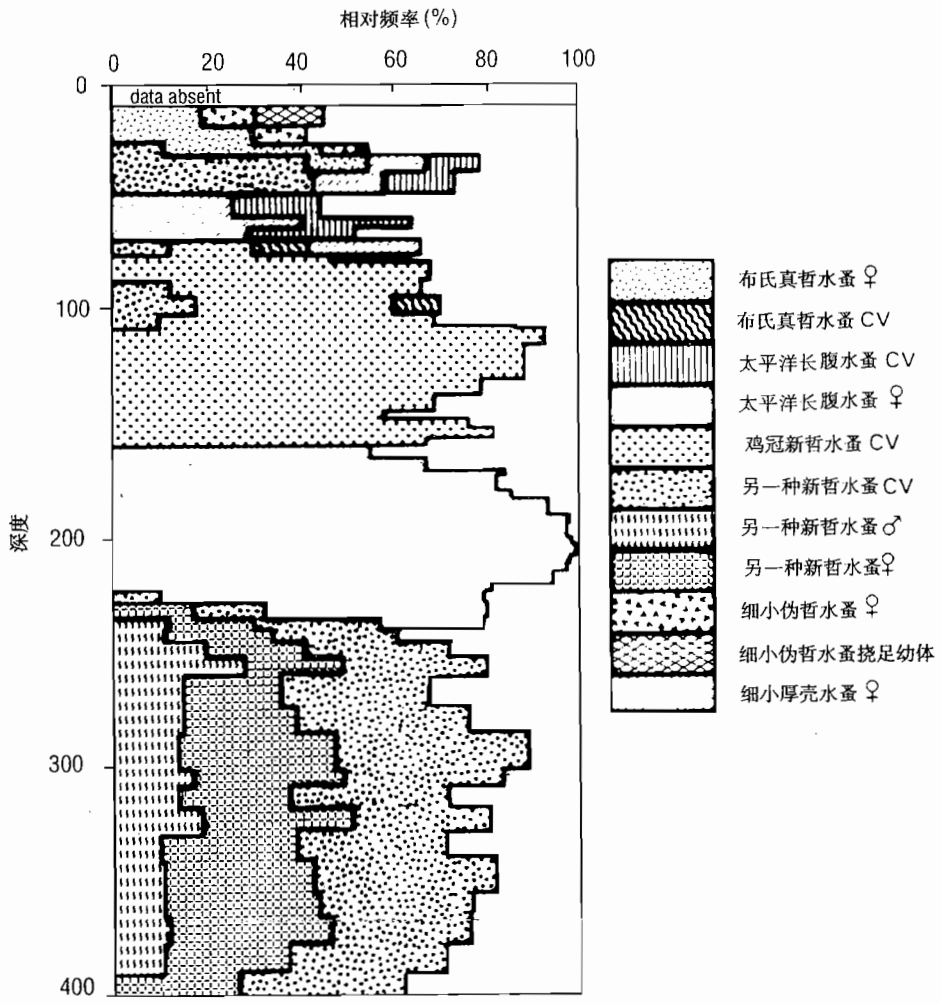


图 4.22　加利福尼亚沿岸浮游动物的小尺度(以 m 为单位)斑块分布
(a)被壳翼足类蛾螺 *Limacina*；(b)毛颚动物，箭虫 *Sagitta*；(c)桡足类的大眼剑水蚤 *Corycaeus*；(d)磷虾幼虫

问题 4.6　参看图 4.20，(a)你能解释一下为什么在任何海区，叶绿素 a 的数量与浮游动物的数量呈反比关系？(b)你认为在白日，栖居在这些海区及深度的浮游动物数量是上升还是下降？

表 4.3 引起浮游动物斑块分布的几个重要过程的近似空间和时间尺度

空间尺度的长度(km)	物理过程	生物过程	持续的时间尺度(d)
1 000+	涡旋(如马尾藻海)陆架上升流(如秘鲁流)水团边界(如:南极辐合)		1 000+
100	暖和冷芯环;潮汐锋;季节性沿岸上升流	季节性生长(如春季水华);浮游植物和浮游动物的生长差异;月周期(如鱼的产卵)	100
10	湍流(如,河口混合;岛尾流效应)	生殖周期;草食动物摄食/捕食	10
1		周日过程(如垂直迁移)	
0.1		生理适应(如:浮力,光适应)	0.1
0.01	兰米尔环流;波浪作用	行为适应(摄食集群)	0.01

4.8 浮游动物群落结构的长期变化

目前只有少数几个海区报道了浮游生物群落结构的长期变化。资料表明,浮游动物的丰度和种类组成,在 10 年际的尺度上会有相当大的变化。浮游生物群落的这些变化时常与大气和海洋气候的变化相关。显著改变海洋生态系统和生物生产的长期气候变化称作"状态转移"(regime shifts),下面列举几个例子。

某些最长期的浮游动物记录,来自东北大西洋,那里在商船定期的航线上进行浮游生物连续记录器(CPRs)采样长达 50 年。图 4.23 表明除 20 世纪 80 年代初期小量的增加以外,过去的 40 年中,不管是浮游植物,还是浮游动物的丰度,总趋势是下降了。类似的图形也出现于加州南部沿海,1987～1993 年这段时间的大型浮游动物的生物量,与 1951～1957 年那一周期内相比,下降了 70%。在这一沿岸区,海洋气候变化与浮游生物的减少呈现相关。浮游生物生物量下降的 40 年期间,加州沿海的表面温度大约增加了 1.5 ℃,横跨温跃层的温度差异增加了。水层中增强的分层减弱了风驱动的上升流,由此导致的低营养盐状况抑制了浮游植物的生产,也显著地减少了浮游动物的数量,这些变化究竟是自然气候周期的一部分,在未来的年份中将会逆转,还是全球变暖导致浮游动物数量下降,这还不清楚。若温度持续全球性的增加,而且分层的增强遍及各大洋,那将对目前有上升流的营养盐所支持的海域生产力,造成严峻的影响。

海洋气候的变化会增加生物生产力吗?

大约在加州海流区浮游生物生物量下降的同时,太平洋其他海域的浮游生物丰度增加了,在北太平洋中部(大约 26°～31°N 至 150°～158°W),水体中的总叶绿素 a 增加了一倍,从 1968～1973 期间的 3.3 mg m^{-2}增至 1980～1985 期间的 6.5 mg m^{-2}。进一步向北在太平洋的亚极区,从 1956～1962 年期间至 1980～1989 年期间,浮游动物生物量增加了一倍,中、上层鱼类和乌贼也出现类似的数量增加。在以上两个海区,增加的生产力与冬季风强度的增加相关,它增加了垂直混合并把更多的营养盐带至真光带。

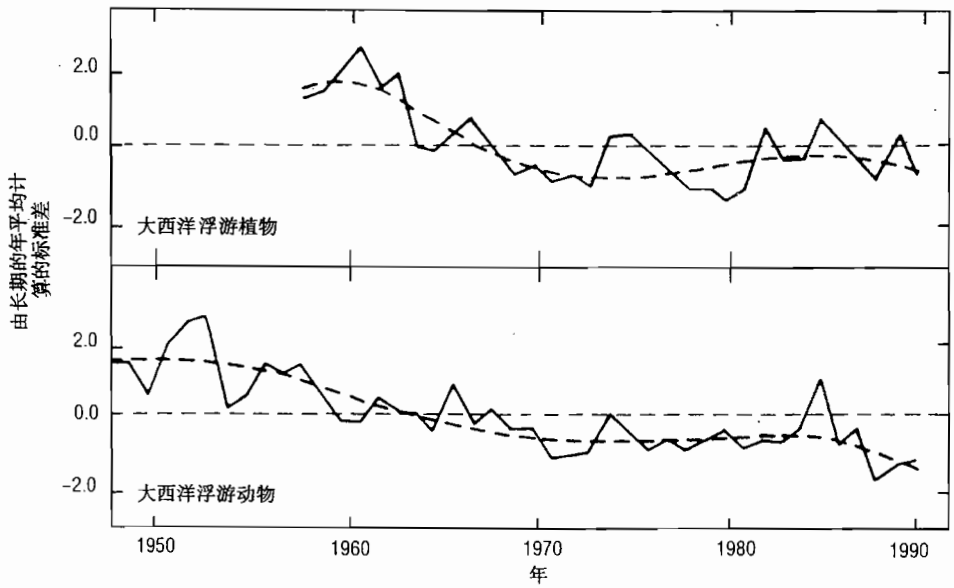


图 4.23　东北大西洋浮游植物和浮游动物丰度的长期波动

实心线表示由长期年平均而计算的标准差；虚线是经过统计修匀的曲线，表示平均趋势。

浮游生物群落的种类组成也出现长周期的变化。在北海中部，从 1958 年至 20 世纪 70 年代末期，终生哲水蚤桡足类在中型浮游动物群落中占优势。在 20 世纪 80 年代和 90 年代早期，季节性海胆和海蛇尾的幼虫(4.3 节和 7.2.1 节)数量上占优势，在数量上超过终生浮游动物任一种。浮游动物组成的这种改变也反应在该海域的大型底栖动物的丰度上，它增加了 2～8 倍。什么原因导致北海底栖棘皮动物的选择性增加尚不清楚。

4.9　第四章总结

1. 海洋浮游动物群落包括多种动物，从微小的原生动物到数米长的大型动物。终生浮游性种终生生活在水层环境中；季节性浮游种类形成浮游生物中的暂时性成员，包括底栖无脊椎动物和鱼类的卵及幼虫阶段。

2. 虽然通常采用细网目的浮游生物网在水中拖网采集浮游动物，但不是所有种类都可用这种方法采到。有的种类个体太小，漏过网眼；有的能感知并躲避拖网；有的十分柔弱，经受不住网的采集和随后的化学处理。采用斯库巴潜水和潜水器技术对浮游动物进行直接观察，使我们增加对柔弱种类及快速游泳种类的了解。

3. 海水中季节性浮游动物幼虫的存在与成体的生殖图型相联系。在热带海域，一年四季都存在季节性浮游动物。在较高纬度海域，由于成体的生殖活动与高温和上升的浮游植物生产相关联，底栖无脊椎动物和鱼类的幼虫呈季节性出现。

4. 温度、光照、初级生产力、水压和盐度的垂直梯度在水体的不同深度上形成了独特

的环境。实际上，这些垂直分带（上层、中层、深层和深渊层）有些武断，但一般说来，海洋中不同种类的浮游动物栖居在一定深度带。深水种的生活方式、形态、行为与浅水种有显著不同，浮游动物的生物量随深度增加呈指数减少。

5. 随着水深增加日光量减少，生物发出的生物光越来越成为通讯的重要手段。许多不同种类的生物都能发光。生物发光的生物学意义也各不相同。有的用来吸引猎物，有的用于吓阻捕食者；有的用来吸引配偶，或形成生殖群体。

6. 尽管大多数浮游动物具有自身选择的栖居深度范围，许多种具有周日节律的垂直移动。最常见的图型是夜间上升至水面，日出时下降到深水。周日垂直迁移的适应意义随种类而有所不同。这种行为能使动物在取食之外的时间在冷水中节约能量；减少视觉捕食者对它们的捕食，使游泳能力有限的种类在每次上升时能找到新的摄食海区。

7. 周日垂直迁移有一定生物学及生态学意义。它通过种群成员的混合加强了遗传交换；导致这一结果是因为一个种群的所有个体的垂直迁移是并非严格同步的。一些个体迁移时间比其他个体或早或晚，导致迁移种群中某些个体的最终丢失，同时也增加补充一些新个体。其次，垂直迁移增加了真光带中产生的有机物质向深水层转移的速度。

8. 在高纬度区，广泛的垂直迁移具有明显的季节性，一般与生殖周期和幼虫发育期有关。在这种迁移中，成体通常分布于冬季食物稀少的深水层；而发育中的幼体则出现在春夏之际浮游植物丰富的浅水中。

9. 浮游动物在水体垂直迁移过程中，能进入流速及流向各不相同的水流中。适应特定水流的周日、季节垂直迁移，使种群易于保持在最适水层中。

10. 现今的浮游动物分布是经历了很长的地质时间才建立的，不仅反映了物种的生理、生态需求，也反映了过去的种群扩散图型。

11. 表层浮游动物经常与特定的水团类型相联系，这些水团是根据不同纬度的温度、盐度以及其他理化因子的梯度变化而形成的。中层和深层的浮游种有较宽的地理分布区，反映出随水深的增加，海洋环境均匀性的增加。

12. 在低纬度区的表层和中层浮游动物种类较多，但个体数量相对较少。而在高纬区情况相反，种类少，生物量高。

13. 在地理区边界之内，浮游动物在较大的空间和时间尺度上呈现斑块分布。斑块分布的产生是对物理扰动、混合或者诸如盐度等的化学梯度变化的反应。斑块分布也可能来自捕食者与被捕食者之间的相互作用，或者反映了其他的生物活动，如生殖。

14. 长期的记录指明，浮游生物的丰度和种类组成可在10年际的尺度上发生显著的变化。分层的加强并抑制上升流的气候变化，会引起浮游生物生物量的下降；相反，在另外一些海区，增强的风力能增加真光带的营养盐浓度，导致浮游植物和浮游动物生产量的增加。

为加深对本章的理解，请回答下列问题：

问题 4.7　为什么浮游甲壳类有如此多的不同生长期？

问题 4.8　为什么许多底栖种产生季节浮游性的幼虫？

问题 4.9　有哪些浮游动物产生的骨骼对海底沉积物有贡献？

问题 4.10　表 4.2 列出的主要浮游动物类群中，哪些主要是肉食性，哪些主要是植

食性的(参考 4.2 节)?

问题 4.11　对于主动觅食的浮游生物捕食者来说,斑块分布的好处何在?

问题 4.12　在图 4.22,只显示了鸡冠新哲水蚤第 5 期桡足幼体,何时何地你可找到该种的成体?(参看 4.6 节)。

第五章　能流和矿物循环

5.1　食物链和能量传递

食物链是表示能量和有机物通过海洋生物各**营养级**进行传递的线性组合。每一营养级由一组以相似的方式获得其能量的生物构成。水层食物链从浮游植物开始；它们是能利用无机元素制造有机物的自养型**初级生产者**，形成第一营养级。浮游动物中直接摄食海藻的食植种类（如原生动物、许多桡足类、纽鳃樽、幼形类）构成第二营养级，被称为**初级消费者**。随后的营养级由浮游动物中以食植种类为食的食肉种类（**次级消费者**，如毛颚动物）以及捕食小型食肉动物的食肉动物（**三级消费者**，包括许多水母和鱼）组成。营养级的总数随地点和群落中种的数量不同而有所变化。最高的营养级由那些没有捕食者（人类除外）的动物成体组成；这些处于最高营养级的捕食者包括鲨鱼、鱼、乌贼和哺乳动物。在所有较高的营养级中，每单位面积和单位时间所产生的动物生物量之总和称为**次级生产量**（相对于植物的初级生产量）。营养动力学研究影响各营养级之间能量和物质的传递，及最终控制次级生产量的因素。

构成动植物组织有机体成分的元素，诸如氮、碳和磷，可通过食物链进行循环流动（图5.1）。细菌分解废物和死亡的生物体组织。**分解作用**将必要元素以无机物形式释放出来，这些无机物可再次被自养型生物摄取。

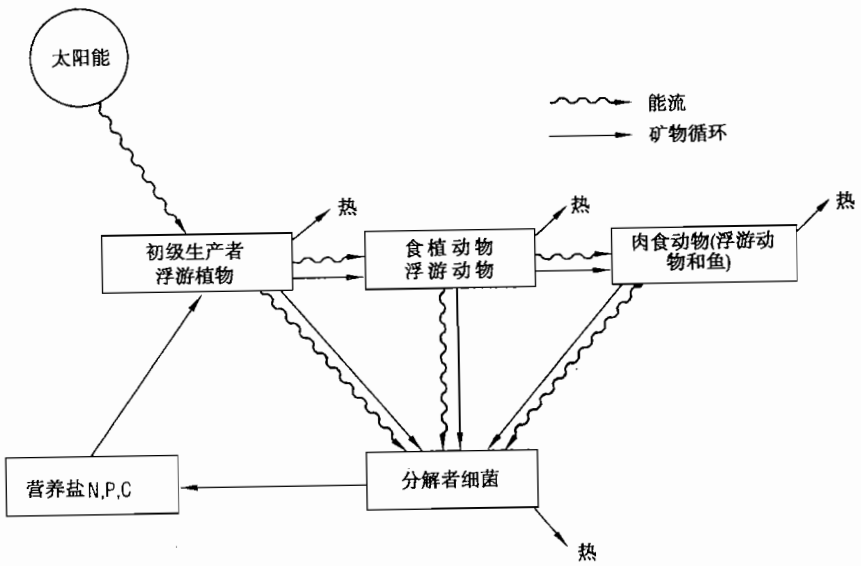


图5.1　海洋生态系中矿物再循环与能流示意图

然而，能量的流动却是单向的(图 5.1)。能量在每次向下一个营养级传递的过程中要损失一些，因为当有机碳分解为 CO_2 时，结合于有机化合物中的化学能量，转变成热能并在呼吸作用中损耗掉。结果，总能量在每个营养级中将递减，这就限定了任何群落中可能有的营养级数目。

问题 5.1　由于呼吸作用造成能量损失的后果是什么？(a)对于相继营养级中生物的相对总数(b)对于初级和次级生产量的相对量。

生物个体的大小一般随营养级级数的增加而增大，但世代时间(或生活周期的长度)则依次变长。浮游植物的世代时间以小时或天而计；浮游动物为几周至几个月；鱼为数年；而海洋哺乳类的世代时间则为多年。人们可预期到浮游植物与鱼或鲸的现存量之间有显著的差别，但可以确信，由于世代时间不同，每个相继的营养级中的总生物量只略有减少(图 5.2)。大量的、微小的并能迅速繁殖的浮游植物的生物量，大概不会超过数量很少世代时间很长的大型海洋哺乳类生物量的 4 倍。

我们知道以海洋浮游植物来估计初级生产量是比较容易的(参见 3.2.1)。由于浮游动物和鱼的世代时间较长，而且因为任一时间内在海里要跟踪这些动物的种群是很困难或不可能的，所以要获得水层次级生产量的估计值要难得多。有几种方法适用于野外收集的数据，这几种方法及其局限性将在 5.3.1 节中讨论。次级生产量也可在实验室条件下，通过海洋浮游动物和鱼的培养进行研究，该方法将在 5.3.2 节中讨论。另一种方法是用我们对初级生产量的估计值和对海洋食物链的知识来预测次级生产量和鱼的产量，在使用这种间接方法时，必须了解在各营养级之间有多少能量被传递。

能量在营养级之间传递的效率称为**生态效率**(E)，其定义为从一个给定营养级中摄取的能量除以提供给该营养级的能量。生态效率是难以测定的，但它近似于**传递效率**(E_T)，其定义为：

$$E_T = \frac{P_t}{P_{t-1}} \tag{5.1}$$

式中 P_t 是 t 营养级的年生产量，而 P_{t-1} 是前一个营养级 $t-1$ 的年生产量。该方程中，生产量既可用能量表示(如习惯上用卡、或 SI 制，用焦尔)，也可用生物量来表示(如碳的克数)。对浮游植物和浮游动物之间的能量传递来说，E_T 等于食植动物的生产量除以初级生产量。在下一营养级中，传递效率为次级消费者(即食肉的浮游动物)的年生产量除以食植动物的年生产量。

问题 5.2　试计算在一个净初级生产量为 150 g C $m^{-2}a^{-1}$，草食性桡足类的年生产量为 25 g C m^{-2} 的海洋群落中，浮游植物与食植的浮游动物之间的传递效率。

在海洋生态系中，从植物到食植动物的传递效率的估计值在 20%左右，而较高营养级之间的传递效率为 15%～10%。这意味着主要通过呼吸作用，各营养级之间存在相应的 80%～90%的能量损失(热量损失如图 5.1 所示)。

问题 5.3　当考虑较高营养级时，为什么较高营养级呼吸作用的损失较大，而传递效率则较低？

注意方程 5.1 涉及到在相继的营养级中能量的消耗量。某些生产量不是被直接消耗掉。并非所有的浮游植物和浮游动物都能被吃掉；有些会自然死亡，而尸体中含有的能量

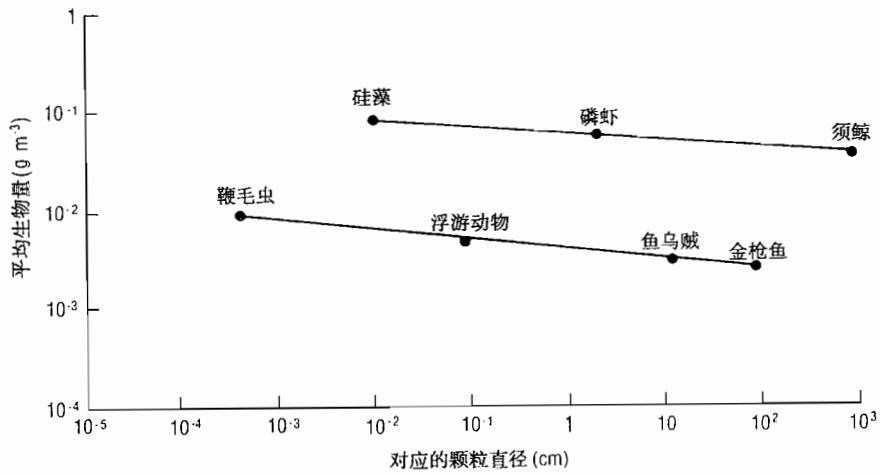


图 5.2　海洋食物链中不同大小生物的平均生物量。为了排除形状的差别，已将各种生物的大小转换为与该生物具有相同生物量的球形颗粒的直径。图中上线表示高生产力区——南大洋中各种生物的平均生物量，下线表示低生产力大洋区——太平洋赤道附近典型生物的生物量。

可以由不同的途径被食腐动物和微生物分解者所利用(见 5.2.1 节)。这些碎屑既可在水体中，也可在底栖群落中循环。

问题 5.4　如果大量的初级生产量不被食植的浮游动物所食，而是死掉并从水体中沉降，那么这两个营养级之间的传递效率值怎样？

我们除了要知道有多少能量在营养级之间被传递，还须知道在任何一个需要估计其次级生产量的特定地点，有多少个营养级。由于能量在营养级之间的每一次传递都会损失一些，所以环节的数量将部分地决定处于最高营养级捕食者的生物量(即鱼、乌贼或海洋哺乳类)。某些可信的证据认为，水层食物链的环节数随地点而有所不同，它可能取决于初级生产者的个体大小。如图 5.3 所示，在外海营养级数高达 6 个，大陆架约 4 个，而在上升流区只有 3 个。注意，当占优势的浮游植物个体较小时，食物链变长，如同外海区的情况。在这种情况下，像鞭毛虫和纤毛虫这样的原生动物成为重要的中间环节；它们可消耗掉大部分的初级生产量，它们又成为摄食悬浮物的桡足类或其他浮游动物(它们不能直接摄食很小的浮游植物)的丰富的食物来源。相反，大型链状硅藻在营养盐丰富的上升流区占优势，而且因为大型浮游动物或鱼能直接摄食大型的初级生产者，结果是形成短食物链。所以，在上升流系统或其他的高生产力区中，形成了顶级捕食者的高生物量。图 5.2 对高生产力区与低生产力区中生物量和食物链的长度作了比较。

问题 5.5　参考图 5.2，(a)在南太洋与太平洋赤道附近，所产生的总生物量相差多少个数量级？(b)是什么因素导致这种差别？(参看图 5.3 和 3.5 节)

对一个特定的地点来说，可将营养级数结合对初级生产力的定量估计值，按以下方程来预测任一特定营养级中的次级生产量(p_{n+1})：

$$p_{n+1} = p_1 E^n \tag{5.2}$$

在该方程中，p_1 是年初级生产量，E 是生态效率，而 n 是营养传递次数（等于营养级数－1）。使用该方程的主要困难是所用生态效率和营养级数目的准确性。若假设 E 值增加 1 倍，则次级生产量的估计值可增加一个数量级。除非我们对不同地点的生态效率和营养级数目比较有把握，否则用该方法预测潜在的渔获量是不准确和不可靠的。然而，方程 5.2 提供的相对值，可用于不同海域中生产量的比较。

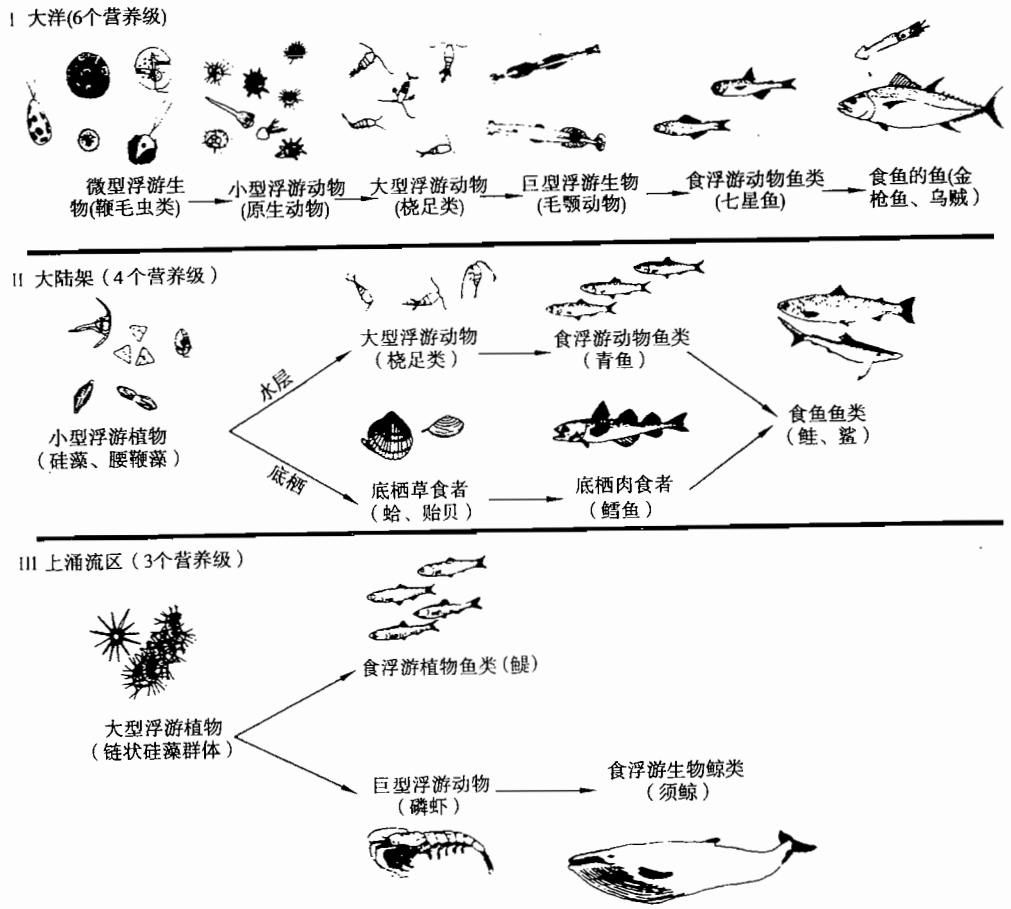


图 5.3　3 个不同的海洋生境中食物链的比较，每个营养级的生物只是该营养级的众多海洋种类中的代表种（生物大小未按比例）

问题 5.6　若某一沿岸区的初级生产力是 300 g C $m^{-2}a^{-1}$，而鲱鱼（摄食浮游动物）为该区的主要渔业，则鲱鱼的最大年产量的期望值是多少？（以 g C m^{-2} 为单位），已知平均生态效率为 10%。

表 5.1　三个不同的海洋生境中初级生产量与鱼产量的关系

生　　境	大洋区	沿岸区	上升流区
占海洋面积的百分数	89	10	1.0
平均初级生产力($g\ C\ m^{-2}a^{-1}$)	75	300	500
植物总产量($\times 10^9\ t\ C\ a^{-1}$)	24	11	1.8
营养级之间转换的次数	5	3	1.5*
平均生态效率	10%	15%	20%
平均鱼产量**($mg\ C\ m^{-2}a^{-1}$)	0.75	1000	44 700
鱼总产量***($\times 10^6\ t\ C\ a^{-1}$)	0.24	36.2	162

* 上升流区的营养级数可能为 2(若鱼是主要的食植动物),或 3(如图 5.3 所示);1.5 代表能量转换次数的平均值。

** 由方程 5.2,$p=BE^n$ 计算得出。

*** 已用每个生境面积占海洋面积的百分数修正(海洋的总面积$=362\times 10^6\ km^2$)。

表 5.1 将三个主要水层生境(图 5.3)的初级生产力概括值(3.6 节),与营养级的数目综合到一起,得出以下的结论,上升流区具有单位面积最高的鱼(或鲸)产量,外海大洋最少。即使用百分比海洋面积进行校正,面积最小的上升流区的鱼产量是沿岸海域的 4 倍多。实际上,上升流区提供了当今世界渔获量的很大一部分。还要记住,由于渔获量的大部分是在沿岸 30～80 km 范围内捕捞的,因此在沿岸和上升流区从事渔捞作业经济化费很小。相反,由于鱼群分散,在广阔的外海区进行商业捕捞耗资巨大。

5.2　食物网

事实上,食物链的概念是出于理论上的便利,而把一个复杂的自然系统简化为简单的线性关系。海洋中难得有线性的食物链。实际情况是,所有的生物种类都可能被一种以上的捕食者所食,而大部分动物所吃的食物都不止一种。用食物网来描述能量系统更为准确,**食物网**中所包含的生物具有多重而可变的相互作用。许多种类难以归入常规的各营养级。有些种为杂食性,既食浮游植物也食浮游动物。有些种还以**碎屑**、粪便的有机碎屑、动植物断片、甲壳类的蜕皮、被遗弃的幼形类粘液网以及翼足类的取食蹼为食。有些种类在成长过程中或当各类食物的相对丰度发生变化时,其食性(和营养级)也发生改变。还有的种类营寄生生活,能从其寄主身上获取能量,而同类相残在许多海洋种类中并不少见。而且,如图 5.3 所示的大陆架生境,底栖食物链同时与水层生产量相连接。某些底栖种类(如藤壶、贻贝)直接以浮游植物或浮游动物为食,而其余的底栖动物则间接地依赖水层中的生产量。

高纬度群落典型地具有较少的种类,而极地海洋食物网比其他地区的食物网更趋于简单。为此,我们在图 5.4 中选择了南大洋的食物网作图示。注意在该地区以及北冰洋,有两种基本类型的生产者:水层中的浮游植物和在冰中生活的藻类。后者称为**附冰底藻**,

一般是能适应冰底面下低光照强度的底栖种类。丰富的磷虾成为南极食物网的中心环节，因为它们是优势的食植动物，并且是几种食肉浮游动物，中、上层鱼和乌贼以及摄食浮游生物的须鲸、海豹和海鸟的重要食物来源。一只中等大小的蓝鲸整个夏季每天可消耗 8 吨的磷虾类(或相当于 40×10^6 个体)，这就是一个能够说明磷虾丰度的最好例子。当几种生物吃同一种食物时(如图 5.4 所示)，那么，各捕食者之间对食物的竞争就会显示出来，食物成为一个限制性资源。由商业捕鲸所引起的南极须鲸的大批被杀，已经说明了当某个竞争种类被消灭或数量减少时，能流是如何通过食物网而发生变化的。表 5.2 描述了在鲸的种群耗尽前后由各捕食者引起的磷虾的相对消耗量。须鲸生物量大规模下降，便可使竞争种类获得更多的磷虾类生物量，结果使南极海豹及海鸟的种群增加 3 倍左右。种间的竞争关系也可降低具有商业价值的顶极捕食者鱼类的生物量。比如，幼鱼可与毛颚动物、水母、栉水母及其他食肉的浮游动物竞争桡足类或别的被食者。结果，只有一部分被食者(最终是部分的初级生产量)转化为鱼类资源。对食物的竞争，以及由此而引起的较高营养级能量的损失在图 5.5 中加以说明。同样的浮游的无脊椎动物捕食者也吃底栖动物的季节性浮游幼虫，因而可使贝类，如贻贝和蛤以及没有商业价值的底栖动物产量减少。

表 5.2　1900～1984 年间，主要捕食类群所消耗的南极磷虾数量变化的估计值

捕食者	磷虾的年消耗量(tonnes$\times10^6$)	
	1900	1984
须鲸	190	40
海豹	50	130
企鹅	50	130
鱼	100	70
乌贼	80	100
总计	470	470

虽说食物网比食物链更切合实际，但要用生态学术语对其进行定量描述则更为困难。已作过能量收支分析和充分研究的海洋生态系很少。在这类**能量收支**分析中，初始的经测定的初级生产量的能量输入被分解到食物网的不同营养级和能流通道中。不过，因为北海作为渔业区所具有的长久的价值，相对面积较小，并靠近海洋研究中心，因而有过详尽的研究。图 5.6 是基于主要的生物类群而不是单一种类，概括了通过北海食物网的能流定量分析。

图 5.6 中的食物网是以 90 g C $m^{-2}a^{-1}$的初级生产力为基础建立的，它假定(可能不真实)浮游动物消耗掉全部的浮游植物，并将 30%的食物以粪便排泄掉。通过对海洋生态系统中占优势的食植浮游动物-桡足类的飞马哲水蚤 *Calanus finmarchicus* 进行野外和实验室研究，估计食植浮游动物的生产量为 17 g C $m^{-2}a^{-1}$。在计算下一营养级的生产量数

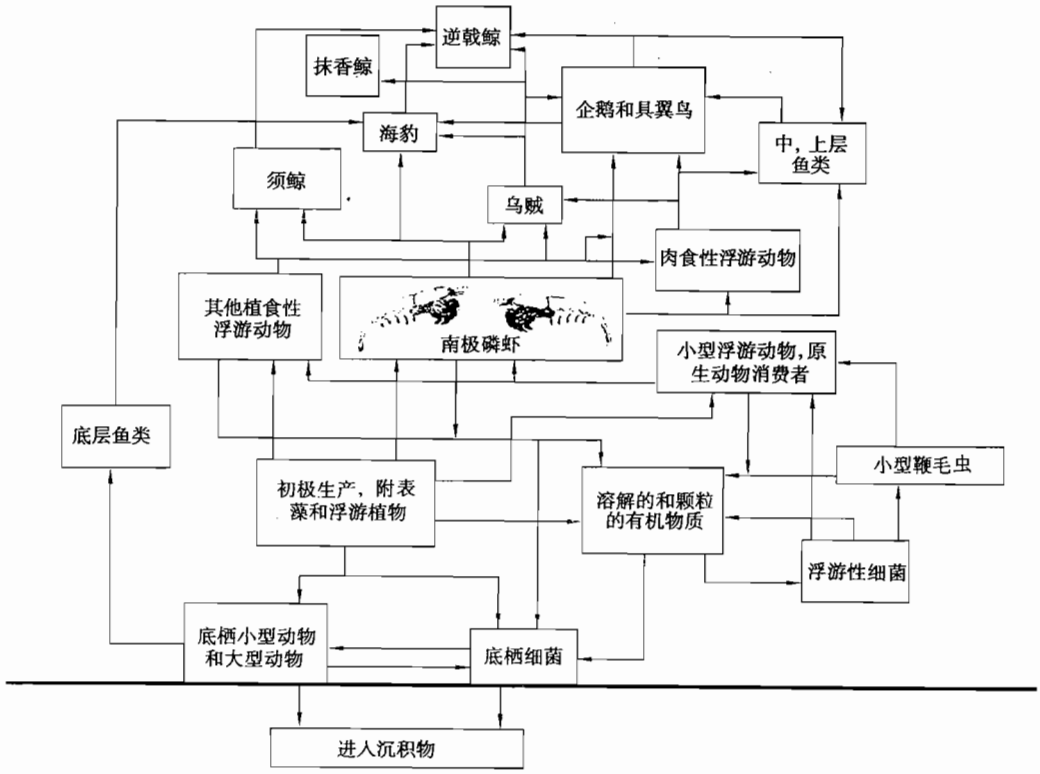


图 5.4　图解示南大洋食物网

值时，我们假定 50%的食植动物生产量被浮游的无脊椎食肉动物所食(如毛颚动物和栉水母)，其余的 50%被鱼吃掉。但是因为鱼类对能量的需求较高，并且在呼吸过程中所消耗的食物百分比较无脊椎动物要高，所以，这种对能量均等分配的假定，使得鱼类的生产量的值较低(虽然鱼类可另外捕食无脊椎食肉动物)。通过粪球的下沉对能量的分配，粪球被细菌分解以及细菌的生产量并入底栖无脊椎动物，都是基于类似的假设。就渔获量来说，人类预计可获得的生产量不到 0.7 g C $m^{-2}a^{-1}$，只占植物生产量的 0.8%左右。

尽管图 5.6 中生产量的数值是试验性的，并且是依据大量的假设作出的，不过，该模型还是为我们提供了一个图解，该图解将水层和底栖生产量联系起来，并试图定量一个复杂的生态系统。尽管研究食物网有些困难，但有许多潜在的效益。这类研究允许我们检查营养盐输入、初级生产量和次级生产量之间的相互作用，从而发现生产量的决定因素。这类研究也可回答何以会存在特定模式的种的群聚和能流，以及这些模式是如何随时间而变化的这类问题。了解食物网将怎样对扰动，诸如污染和对顶级捕食者的捕捞作出反应也是很重要的。

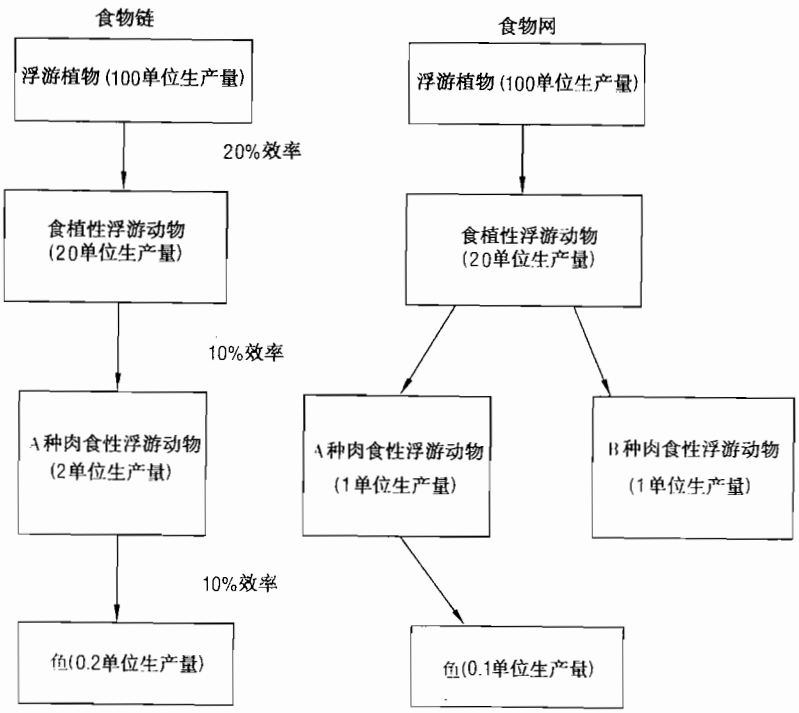


图 5.5　假设的海洋食物链与食物网的比较。两者都从 100 个任意单位的浮游植物的初级生产量开始。自该初级生产量，食物链产生 0.2 单位的鱼，而食物网产生的鱼的总量只有 0.1 单位。在食物网中，两种食肉动物(A 和 B)竞争食植的浮游动物。A 种消费掉一半的食植动物，另一半被 B 吃掉。但鱼不摄食 B 种，所以它们主要的食物供应量不到 50%。

5.2.1　微生物环

海洋中营养盐的再生是较高营养级与较低营养级之间相互作用的极其重要的一部分。这一过程是通过一个与浮游植物—浮游动物—鱼，这一经典的食物链相耦合的微生物环中细菌与浮游原生动物的相互作用来完成的(图 5.7)。通过浮游动、植物和游泳生物的自然死亡，或通过产生的粪球和诸如甲壳类蜕皮、被弃的翼足类取食蹼或幼形类粘液网等结构所形成的颗粒状碎屑，被细菌所分解，细菌在生长过程中可利用含有丰富能量的碎屑。细菌也可利用由动物排泄和植物渗出等生理过程所释放的可溶性有机物；由此，细菌将溶解的营养物质有效地转化成颗粒状的生物量。

大洋真光带中的细菌数量一般在 $5\times10^{6}\ mL^{-1}$左右。当真光带中含有丰富的营养物质或缺少细菌的捕食者时，细菌的数量有时可增加到 $10^{8}\ mL^{-1}$。深海水域中细菌的数量可能不到 $10^{3}\ mL^{-1}$。海洋中细菌的数量通常受控于微型浮游生物，特别是各类原生动物的捕食，但一些较大的浮游动物(如幼形类)也能捕食细菌(见 4.2 节)。在微型浮游生物中，分类学上多种多样的鞭毛虫特别喜食细菌。异养型鞭毛虫的浓度大约为 $10^{3}\ mL^{-1}$。然

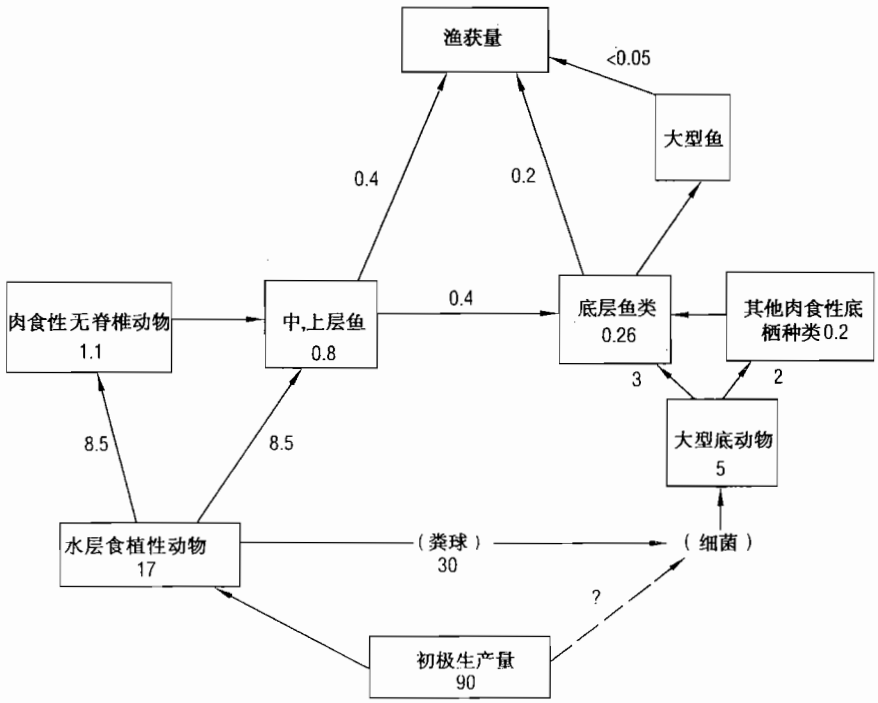


图 5.6　北海的一个食物网。图中的数值为年生产量(g C m^{-2})

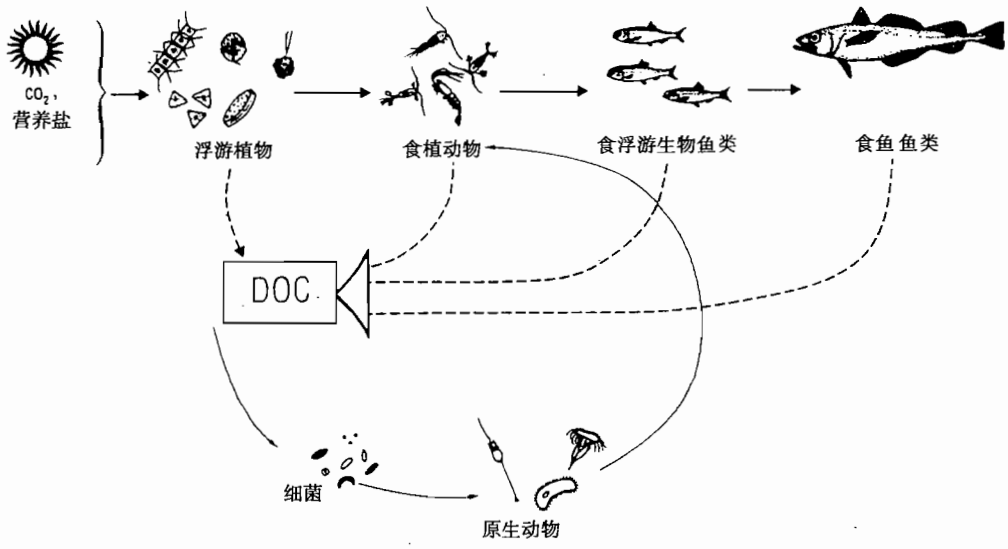


图 5.7　图解说明,水层食植食物链(浮游植物到食鱼鱼类)和微生物环(细菌和原生动物)的耦合。虚线箭头表示溶解的有机物(DOC)作为代谢副产物被释放出来。DOC 被异养菌用作碳源。细菌被原生动物所食,而原生动物又被较大的浮游动物摄食。

而，当细菌数量开始增加时，鞭毛虫迅速作出反应，一方面消费更多的细菌，一方面快速增殖以阻止细菌现存量的大量增加。小型食菌浮游动物是将细菌生产量转换为较高营养级的重要环节，因为它们又可充作大型生物，尤其是滤食性甲壳动物的食物来源。一般来说，像桡足类和磷虾类这样的滤食性动物，不能直接摄食细菌，因为它们的滤器太粗，无法留住这么小的颗粒。

问题 5.7　除了异养型的鞭毛虫和幼形类外，还有什么浮游动物能摄食细菌？（参考 4.2 节）

以上所描述的再循环过程的一般途径如图 5.7 所示，显然，海洋中的细菌活动与海洋食物网密切相连。特别是，浮游植物现存量的改变往往在时间和距离上紧紧伴随着细菌生物量的变化。图 5.8 举例表明，即当叶绿素浓度从 0.5 μgL^{-1} 左右增至 100 μgL^{-1} 时，细菌的密度将从 $10^6 L^{-1}$ 左右增至 $3\times10^7 mL^{-1}$。在浮游植物呈指数生长期间，细菌依靠浮游植物生长的部分代谢过程所释放的溶解的有机代谢物（渗出物）而存活下来。当浮游植物繁盛期结束，藻类进入衰老期时，**植物碎屑**发生累积（即来自浮游植物的非生命颗粒物质），同时溶解代谢物的释放量也增加。特别是在这个时期，细菌可利用这些能源进行繁殖并在浮游植物繁盛期之后形成一个高峰期（或繁盛期）。由此，温带海域的食物网发生季节性的转换，即从基于高营养盐、硅藻和滤食性桡足类，到由微食物环和食细菌的浮游动物占优势的食物网。浮游植物与细菌之间的这种类似的关系也影响着细菌浮游生物的垂直分布。细菌的最大数量通常出现在密度跃层，而从其上面的真光带下沉的植物碎屑也在那里累积。在密度跃层，由于细菌的分解作用而在稳定水域形成含氧量最低的水层（见 4.4 节）。一般估计，细菌在其生长过程中利用植物碎屑或溶解的有机渗出物，占光合作用所固定碳总量的 50%或更多。

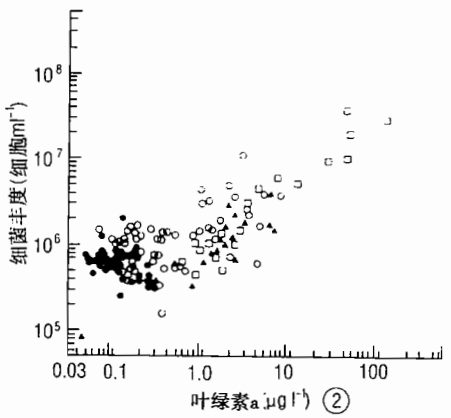


图 5.8　真光带中叶绿素 a 与细菌丰度之间的关系。●，北太平洋涡旋中心；○，南加利福尼亚湾和圣莫尼卡海盆；各种附加的海洋（▲）和淡水区（□）。

然而请注意图 5.8 中，不断增加的浮游植物与不断增加的细菌数量之间的关系在叶绿素浓度很低（$<0.5\ \mu gL^{-1}$）时不是那么吻合，在这样的浓度下细菌数量比预期的要多。这表明在营养极其不足的水域，细菌在微型植物区系的生物量中占优势，并且它们的数量不依赖于很少量的浮游植物。在营养盐浓度很低且有限制性的水域中，细菌和浮游植物可能会对必要元素发生竞争。在这种情况下，原生动物对细菌的捕食可对竞争的结果产生影响。

问题 5.8　在图 5.8 中，为何叶绿素 a 和细菌的丰度值在北太平洋涡旋中心处最低，而在淡水区则最高？

海洋病毒是海洋中最小最丰富的生物，浓度大约在 $10^3\sim10^9\ mL^{-1}$，但它们在微生物环及一般在海洋生态系中的作用只是高度推测性的。与深水相比，近表层水有格外多的病毒，这指明病毒颗粒与其他上层海洋生物学过程的耦合。已知病毒病原菌能感染海洋细菌和

各种各样的浮游植物，包括硅藻和蓝细菌。实验研究表明，病毒的感染会影响浮游植物群落的种类组成，并显著地减少初级生产力。

在生物海洋学中对微生物环的研究是新近才开始的。由于浮游细菌和原生动物的个体都很小，并且在采集、保存和鉴定方面的难度较大，所以对微生物环的研究曾一度受阻。有必要从营养竞争和营养再循环的角度来了解这个循环对初级生产量的影响，以及从细菌的生产量与其被较高营养级所消费的联系，来了解这个循环对次级生产量的影响。

5.3 次级生产量的测定

5.3.1 野外研究

获得不同海区中初级生产量的合理的估计值是可能的(3.2.1 节)，而且渔业对象捕获量的统计数字提供了食物链另一端生产量的最小值。要取得有关中间营养级的次级生产量以及非商业性顶级捕食者的次级生产量(即水母、栉水母、杂鱼)的资料则要困难得多。但是，有足够令人信服的理由解决这个问题。有些情况下，初级生产量可能不是较高营养级生产量的良好的指示者。例如，在高富营养化系统中(3.4 节)，浮游植物的生长速度可能大大超过食植动物的消费，或者在这种情况下成为优势种的浮游植物种类可能不是食植动物合适的食物来源；但在上述两种情况下，都会有大量的初级生产量进入微生物-碎屑环，而不是进入经典的水层食物链中。完全依靠渔获量的统计数字来取得最高营养级中次级生产量的值，会导致对该值估计不足，因为这种方法忽略了所有那些具有竞争性的未捕捞的种类。

次级生产量可由野外数据估计出来。浮游动物种群生产量的定义为：在单位时间内所产生的浮游动物新生物量的总和，不管该种群是否存活到该段时间的最后。该定义中，生物量(B)为：

$$B = X \times \bar{w} \tag{5.3}$$

式中 X 是该种群中的个体数，而 $\bar{w}$ 则是个体的平均重量。于是，从 t_1 到 t_2 这段时间中的生产量可表示为：

$$P_t = (X_1 - X_2)\frac{\bar{w}_1 + \bar{w}_2}{2} + (B_2 - B_1) \tag{5.4}$$

式中的下标 1 和 2 分别指时刻 t_1 或时刻 t_2 所得值。表达式($B_2 - B_1$)代表在该段时间间隔中所观察到的生物量的增加值；方程的余项(即种群个体数的减少值乘以个体的平均重量)代表已产生的生物量的估计值，然而通过捕食或海水的运动而被损耗了。

人们理想上是希望在自然条件下对一个种群的一个**股**的生长和个体数的改变进行追踪，所谓股就是一个能区分的一个种的后裔世代。然而，这种情况在海洋中是很少见的，无论如何，通常不可能对同一水团进行足够长时间地追踪和取样，以获得有价值的生长数据。最好的办法是对丰富种类明显不同的生活阶段，跟踪其相对数量和重量。由于很多种的桡足类在浮游生物中占优势，并且具有容易区分的年龄级，所以往往选用这类甲壳动物来测定生产量，下面的例子就是每年产生一个世代的一种桡足类。

图 5.9 是一幅假设的示意图，表示一种桡足类在各连续发育期中的个体数，从刚孵化

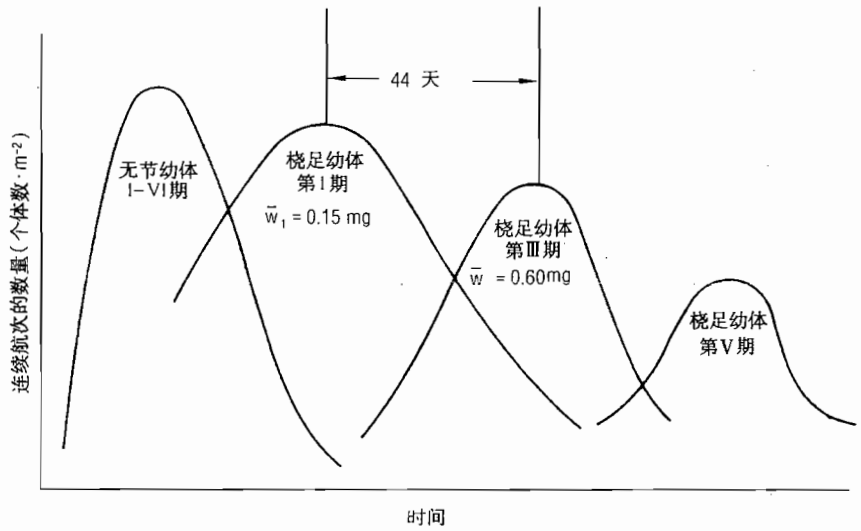


图 5.9 每年一个世代的一种桡足类，在连续发育期中个体数变化的假想示意图。由于某些发育期彼此很难区分开，所以将所有的无节幼体期(N I —N VI)放在一处，而在此只考虑桡足类的幼体期C I，C III和C V。(参照4.2节关于桡足类生活史讨论)$\bar{w}_1$和$\bar{w}_2$分别表示桡足类幼体期C I和C III的平均重量。

的无节幼体到桡足类幼体 I，III 和 V 期(见 4.2 节)。注意由于死亡率、聚集作用和海水的交换这几种自然过程，个体数(X)随时间而发生变化。为了计算生产量，我们还需计算重量或生长方面的改变量。如果已知相继发育期的最大个体数所出现的时间间隔，并且能够在实验室中确定每个发育期的平均重量，则进行上述计算是可以做到的。在该例中，桡足类幼体期 I 与 III 之间间隔 44 天，平均重量从 0.15 mg 变为 0.60 mg。假设 I 期桡足类幼体平均为 80 个/米^2，而 III 期桡足类幼体平均为 30 个/米^2，那么我们就具备了用来计算生产量所需的数据。

问题 5.9 根据上面提供的数据及方程 5.4，在 I 期和 III 期桡足类幼体个体数出现峰值之间的 44 天，桡足类种群每天的平均生产量是多少？

由于浮游动物在其生活史的各个时期生长速度不同，所以任何种群的 p_t 值都将随时间而改变，这一点是很重要的。生长速度最大期间生产量一般为正值；在温带地区，p_t 值春季最高，这时食物丰富且大部分浮游动物都很幼小。冬季月份中，食物浓度低且动物停止生长或甚至重量减轻，此时 p_t 可为负值。由于 p_t 的这些自然改变，要想计算年次级生产量，就需要确定某个种生活史内几个点的生长的增量。因而年次级生产量(p_t)就变成连续时间间隔生产量之和(p_{t1}，p_{t2}，等等)，即：

$$p_t = p_{t1} + p_{t2} + p_{t3} + \cdots p_{ti} \tag{5.5}$$

上面描述的方法只适用于那些生活史阶段明显分期的种类，而且这种方法只在那些能季节性地产生幼体的区域是可行的。特别在暖水区域，很多海洋动物(包括桡足类及其他甲壳动物)的繁殖多少带有连续性，因此能够不断地输入幼体而使得各年龄级和大小级的动物混在一起。此外，许多浮游种类没有显著不同的生活期，即使是个体的大小和重量

也不一定是良好的年龄指标。这方面的一个很好的例子是在有壳翼足类中发现的(参照4.2节);非常幼小的个体迅速产生一个成体大小的壳,但动物的身体只是逐渐地长大,直至完全占据壳的内部空间。甲壳动物为**确定型生长**,其在每个阶段的生长受限于外骨骼的大小,而其他许多浮游动物则呈**非确定型生长**,它们在有利的条件下多少能连续生长,而在低食物浓度期间皱缩(生物量减少)。由于对野外种群数据进行处理常常面临很多困难,促使研究人员以实验条件下的种群或个体来进行研究,因为在实验条件下,可对条件进行控制并长时间地对个体进行研究。各种研究次级生产量的实验方法将在下节讨论。

5.3.2 实验生物海洋学

因为海洋如此广阔,而海水又处于不断运动中,还由于前一节最后所概括的种种原因,所以,有必要在实验条件下对某些生物海洋学过程进行研究。

实验生态学家可有多种方法供其选择,下面还将讨论各种方法的一些实例。但是,一般来说,可在以下方法中进行选择:

(1)**实验室尺度实验**,以较小水体中的生物个体为研究对象;

(2)**围隔生态系实验**,在含有天然海水的大容器中进行实验,以测试几个营养级的相互作用及其对干扰的反应;

(3)**计算机模型模拟**,用计算机研究复杂的生物过程及生态学相互作用,包括海洋中的物理和化学环境参数对生物过程所产生的影响。

仅用一种研究方法是无法获得全部所需答案的,而所有的实验和观察方法,从实验室的试管研究到卫星数据收集,就所得结论的类型而言都有其优点和局限性。图5.10以图解说明了上面所概括的三种实验方法,如何与野外研究相互作用,以使我们对自然过程获得更好的理解。我们可将自野外和实验研究所获得的数据馈入计算机数学模型中,以期将这种数据进行综合并模拟真实的条件和过程。这几种可供选择的实验方法既适用于水层,也适用于底栖海洋生态学问题的研究,但下面所讨论的实例着重于浮游生态学问题。

实验室实验

实验室内进行的实验可用来测定浮游动物的食物需求及各营养级之间的传递效率。这类实验大多以甲壳动物,主要以桡足类为材料,因为桡足类易于大量捕获而几乎不受损伤,并且也容易进行实验室培养。这类实验也多以食植种类为材料,这部分是由于它们摄食的食物-浮游植物容易培养。也有人将几种食肉的浮游动物,包括某些毛颚动物和裸体翼足类为实验材料,在这种情况下,这类动物的浮游动物饵料生物也必须易于培养,或者饵料生物必须能从海洋中重复地采集到活体并保持最小可能的损伤。同样的原理和方程加以修改后,可应用于底栖动物生产量的研究。

摄食和次级生产量的实验研究是基于这样的前提,即摄食的食物中只有部分能量用于生产。剩余的能量用于呼吸或排泄,或根本未被利用而通过排粪过程以粪球的形式排出动物体外。能量的划分和利用可表示为:

$$G = R - E - U - T \tag{5.6}$$

式中生长量(G)是次级生产量的一个量度;R 是所摄入的食物量;E 是被排除的粪球量;U 指排泄产物(如氨、尿素);而 T 代表呼吸作用。该能量平衡方程以单位重量的焦尔或卡数为单位。排泄产物通常在方程中被忽略,该方程可简化为:

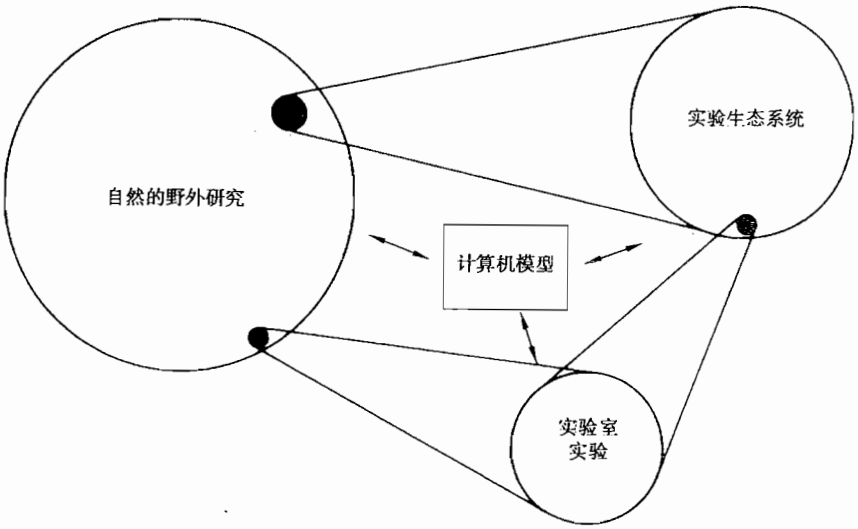


图 5.10　野外研究、实验研究及计算机模型在生物海洋学研究过程中的相互关系

$$AR = T + G \tag{5.7}$$

式中 R,T 和 G 前面已有定义,而 A 是同化的食物部分(或实际利用的食物)与所消耗的食物总量之比,是一个常数,因而 AR 就称为同化量。图 5.11 以图解的形式说明了建立方程 5.6 及 5.7 的基本原理。

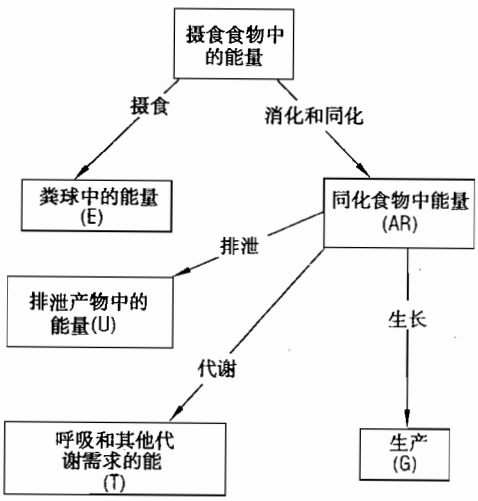


图 5.11　所消费食物中含有能量的损失及利用示意图

摄食实验通常需要将一个到几十个动物(取决于它们的大小)引入盛有一定体积海水并含有已知食物颗粒浓度的培育烧杯中。在盛有食物但没有动物的瓶中建立对照实验;对照实验将给出排除摄食或捕食因素的食物浓度的任何变化,并可估计饵料生物计量的误差。在进行滤食性食植动物的摄食实验时,应将培养瓶放在暗处,以使浮游植物的生长减到最小。通常需引用一些机械方法,以使细胞在水中保持悬浮状态并且呈随机分布。容器在培育过一段时间之后,其中的食物浓度需再次测定。可采用显微镜计数法,若颗粒小且形状适当,也可使用电子颗粒计数器。

有多种方法计算**摄食速率**(每个食植动物每小时或每天摄食的藻类细胞数)或**捕食速率**(每个食肉动物每小时或每天所捕食的

饵料动物的个数)。为了比较,若把这两种速率都转换成**摄食速率**(即每个动物每小时或每天所摄取食物的重量或含有的能量)则更为有用;这种情况下,重量可用干重、有机质、碳或氮来表示。影响摄食速率的因素很多,包括温度、食物类型及食物浓度。一般摄食的食物量与食物浓度呈现直接的相关,这种关系可表达为:

$$R = R_{max}(1 - e^{-kp}) \tag{5.8}$$

式中 R 是当食物或饵料生物密度为 P 时所摄取的食物量,R_{max}是在动物充分摄食时所摄入食物的最大量,而 K 是与食物浓度和摄食有关的率常数。由此,如图 5.12 所示,摄食量随食物浓度而增加至某一最大水平。

为了测定消化道中实际摄入的食物与被动物所同化的食物量之比(方程 5.7 中的 AR),可比较所摄入的食物量与所产生的粪球量来计算同化效率。因此,同化效率(A)可由下式求得:

$$A = \frac{R - E}{R} \times 100\% \tag{5.9}$$

式中 R 是所摄入的食物量;E 是所产生的粪球量。(注意方程 5.7 中,A 是以小数形式表示的同化效率)尽管同化效率可因食物的类型、动物年龄及其他因素而有所不同,但一般来说食肉动物的同化效率较高(大约 80%～>90%),而食植动物则较低(大约 50%～80%)。食碎屑生物的同化效率最低,通常不到 40%。

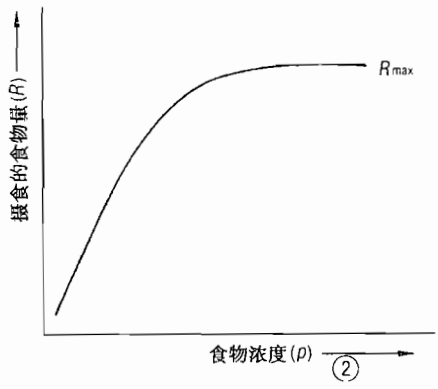


图 5.12　摄入的食物量(R)与可用食物浓度(P)之间的关系。注意 R 增加到一定食物浓度时,随食物浓度进一步增加,便维持在同一水平(R_{max})。

为何食肉动物、食植动物和食碎屑生物的同化效率各不相同呢?

食肉动物之所以同化率高,是因为被捕食者和捕食者有相似的生化组成。而食植动物同化效率低,则是由于它们难以消化植物性食物,特别是碳水化合物和纤维素。食碎屑动物的同化效率最低是因为所吃的许多食物,诸如骨骼成分是不能消化的。

呼吸作用损耗的值(方程 5.6 和 5.7 中的 T)可在实验室内测定。同时准备两组装有已知体积海水的瓶子,一组内有实验动物,另一组没有实验动物。由于动物的呼吸作用,使得溶解氧的浓度在一段培育期后发生了改变,氧浓度的变化可用化学方法或氧电极测得。呼吸率与环境温度直接有关,但与动物的大小负相关,即较小动物的单位重量的呼吸率较高。一般来说,同化食物(AR)的 40%～85%将被用来维持代谢作用。

小型浮游动物与大型浮游动物相比,两者各自不同的呼吸率将分别对其每天的摄食量产生怎样的影响?

由于小型浮游动物每单位体重的呼吸率较高,相对体重而言它们需要摄取较高的食物量。很小的浮游动物(如甲壳动物的无节幼体)每天所需进食量大于其自身的体重。相

反，大型浮游动物（如成体磷虾）每天所吃食物只相当于体重的20%左右。根据方程5.7，浮游动物的生长或生产量（G）可由所得的摄食速率（R）、同化效率（A）及代谢损耗（T）的值间接地计算出来。在有些情况下，生长可在实验室中每隔一段时间对实验动物进行测量或称重而直接求得。能将动物的生长（$G=\Delta w/\Delta t$）与该动物所摄取的食物量（R）联系起来的表达式有两个。一个被称为**总生长效率** k_1，表示为：

$$K_1 = G/R \times 100\% \tag{5.10}$$

另一个是**净生长效率** K_2，它是生长量（G）与同化量（AR）之比，也即：

$$K_2 = G/AR \times 100\% \tag{5.11}$$

问题5.10　裸鳃翼足类海若螺（*Clione limacina*）摄食被壳翼足类螅螺（*Limacina helicina*），其每月平均增加干重5.0 mg，而每月所消耗的饵料生物的干重平均为7.5 mg。海若螺以90%的效率同化其饵料生物。(a)海若螺的总生长效率是多少？(b)这种裸鳃翼足类的 K_2 值是多少？

温度和食物的浓度对 K_1 和 K_2 的值都有影响，而这两个值都随动物的年龄而变化。雌性实验动物所产的卵，也作为总生产量的一部分被包括在能量平衡方程中，一般来说，产卵力随食物量的增加而增加。对浮游动物和鱼类来说，被同化的食物转变成生长量或子代（K_2）的效率常常在30%～80%之间。这要比陆生哺乳动物的生长效率高得多，后者的生长效率趋于2%～5%这一量级。之所以会产生一些差别是由于变温动物（浮游无脊椎动物，鱼类）的代谢值比恒温的哺乳动物低。此外，陆生哺乳动物要消耗能量以克服重力的影响，而浮游种类在海水环境中可浮在水体中。

以上所述的关于能量需求和能量划分的实验研究，为阐明支配海洋食物链的生态学原理提供了一个更加现实的基础。这些实验类型允许我们判断至少能在实验室操纵条件下，不同的营养级上产生一定数量的动物所需的食物浓度水平。反之，已知一特定海区中的初级生产量，并运用由实验室获得的能量收支值，使我们能更好地预测那些条件下次级生产量的期望值。

对浮游动物建立能量收支的实验方法，为我们提供了各类动物的有用的比较值，并使我们能对基于生态学营养理论及野外调查所得出的传递效率进行评估。不过，应该记住：易于进行实验室培养的种类只有几种；条件始终是人为的；必须将所得结果外推至自然条件中，其中包括自然饵料及不断变化的环境条件。

围隔实验生态系

围隔实验生态系是用人工方法将一个大体积的天然海水封闭成一个系统，来研究浮游植物和浮游动物的种群随时间的变化。这一系统缓解了在海水中研究浮游生物种群的难题，在海洋中，浮游生物为海水所携带，不断地从一处移至另一处。如果这种实验系统足够大，就可能研究几个营养级的相互作用，包括食浮游生物的种类如栉水母和鱼类。

围隔系统的建立必须满足几个条件。要使围隔系统含有足够的浮游生物，并接近自然环境的真实性，所用海水的体积通常在100和1 000 m^3 之间。海水被封闭起来后，阳光必须能穿透水体。水体的温度、营养盐和盐度的深度剖面特征必须被保留，并且要注意不能偶然引入有毒物质。这些条件通过使用系泊的、用无毒材料制成的透明容器可以实现。

图5.13举例说明的围隔系统系泊在加拿大、英属哥伦比亚的一个峡湾内，它被用来

进行称为受控生态系污染实验的研究(CEPEX)。每个 30 m 深的容器,围隔大约 1 300 m^3 的海水。该项目的目的是测试微量污染物对浮游生物群落及幼鱼的生态学效应。同时使用几个围隔系统,其目的是为了将各种类型的污染物,以不同的浓度加入所要测试的封闭海水中,并提供一个对照围隔系统,以与周围的未围隔海水条件相比较,实验所测试的痕量元素包括铜(10～50 ppb)(ppb,原文如此,按法定计量单位为 10^{-9},下同——译者注),汞(1～10 ppb),石油烃(10～100 ppb)及其他几种可能在海水中,特别是沿海地区发现的潜在污染物。

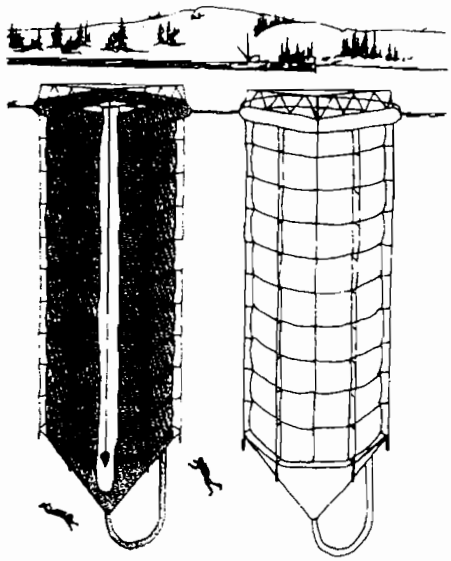


图 5.13　漂浮在海中的受控实验围隔生态系示意图。每个聚乙烯容器深 30 m,盛有约 1 300 m^3 的海水。图中的斯库巴潜水员是按近似比例绘出的。

图 5.14 举例说明了某个实验的结果。开始时,在所有的封闭系统中,硅藻(角刺藻)是主要的初级生产者,并且在整个实验期间,它们在对照容器中(J 和 K)也始终占优势。在加铜的实验生态系(L 和 M)中,大部分硅藻都在三周内死亡(图 5.14a),而被小型的光合鞭毛藻所取代,后者的数量在加入污染物一周后开始增加(图 5.14b)。初级生产者组成的变化:即从大的硅藻链(约 500 μm)到小的鞭毛藻(不到 20 μm),类同于陆生植物从树林到草丛的变化,尽管这是一种微观尺度的类比,而这种变化已对整个围隔系统的生态学产生了深远的影响。浮游植物群落的改变伴随着浮游动物群落优势种的改变,大约一个月之后,经过铜处理的容器与对照容器的生态已有很大的差别。无论是从实验室尺度的实验(太小)还是从野外实验(海水运动太甚)几乎都不可能得出这样的结果。

问题 5.11　图 5.14 显示,海水中含有少量的铜可引起初级生产者发生改变,即具长链的硅藻被小型鞭毛藻所取代。就优势种的类型及营养级的数量而言,这将对食物链的其余部分造成什么差别?(参照 5.1 节)

围隔生态系实验曾在许多不同的地方进行过,其中包括苏格兰的埃维湖;美国珞德岛的海洋生态系研究实验室及中国的厦门。并非所有的实验都与污染物有关。有些实验的设计目的是测试自然的扰动,如光水平和海水垂直混合量方面的变化对浮游生物生态的影响。这种研究使我们得以深入了解物理变量对生物过程的影响。

还应该提一下关于使用这种类型围隔实验系统的缺点。最大的缺陷可能是从封闭的水域排除了小尺度的物理湍流。混合是自然海洋群落的一个重要特征,如果实验持续的时间过长,则塑料袋内湍流的减幅可致使实验结果缺乏真实性。此外,在将一个地区的实验结果用于其他地方时需多加小心。比如,苏格兰的劳赫湾水域与中国南海就不一样(在物理、化学或生态方面),而相似的实验程序可在这两个地方产生很不相同的结果。

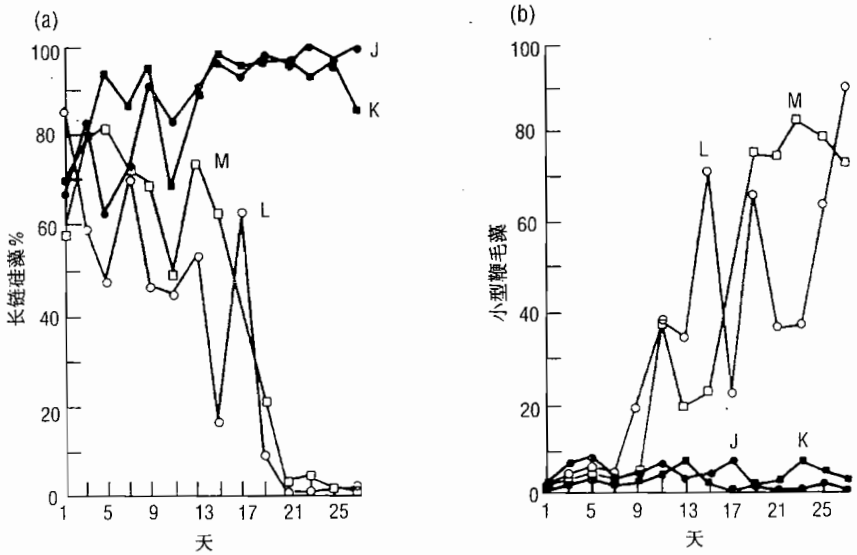


图 5.14　围隔实验生态系的实验结果。(a)长链硅藻(角刺藻)在整个浮游植物中所占的百分比。(b)小型鞭毛藻在整个浮游植物中所占的百分比。L 和 M 为加铜处理的实验袋;J 和 K 为对照实验袋。

海洋生态系的计算机模拟

计算机模型为我们了解海洋生态系运转方式,提供了第三种方法。将多种来源的数据(如野外测量、实验室或受控生态系封闭实验、卫星图象)输入到所设计的数字模型,或模拟自然过程,或对未来事件提供预测。所用模型的类型取决于所要解决的问题。有一种比较简单的模型可用来预测某个特定水体中氧的平衡情况,但要想检查海洋食物网中几个营养级之间彼此的相互作用,需采用比较复杂的模型。

探讨生态学问题的计算机模型,常用的方法是将那些连接各种强制函数和生态营养结构的非线性的经验关系,表达为许多微分方程(图 5.15)。比如,在这些方程中,可用光量和营养盐的浓度作为**强制函数**;它们对所考虑的系统中的生产量起约束作用。一个模型也要考虑非线性的**生理函数**,例如浮游植物对光的反应(见 3.3 节)。除了这两种类型的函数外,还有许多其他的环境影响,它们既可改变强制函数,也可改变生理函数。例如,温度的变化将使大部分的生理函数发生改变,光的消光系数将改变光的强制函数。这些变化的影响形成了第三种类型的函数;因为它们倾向于加速或减缓强制函数与生理函数之间的相互作用,故而称为**位相函数**。

包含不同营养级相互作用的一个简单计算机模型的设计如图 5.16 所示。在该系统中,浮游植物的生长速率受到光和营养盐的控制。浮游动物摄食浮游植物,根据方程摄食(速)率取决于浮游植物的浓度;一个食浮游生物种(栉水母)对浮游动物的利用依赖于饵料生物的可用性。该模型还包括一个再循环环路,其中细菌利用由浮游植物所丢失的溶解有机物(**DOC**),并通过动鞭虫和小型浮游动物将其一部分返回到系统中。该模型可在台式计算机上运行,图 5.17 给出模拟输出的结果。

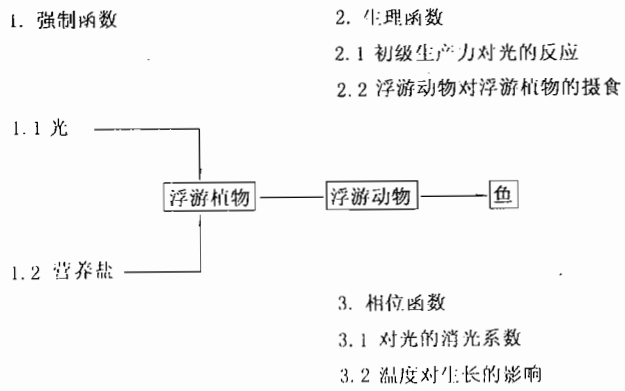


图 5.15　生态系统的计算机模型结构、强制函数、生理函数及相位函数示例

问题 5.12　在图 5.16 所示的计算机模型设计中，哪些是(a)强制函数，哪些为(b)生理函数？

图 5.17 给出所设计的一种计算机模拟的结果，测试只改变一个参数——消光系数对所产生的浮游植物及浮游动物量的输出效应。消光系数(见 2.12 节)从 0.2 m^{-1}增加到 0.3 m^{-1}和 0.7 m^{-1}时，光量减少。正如所预料的，浮游植物量在消光系数增加的 8 天内减少。但是，浮游动物的现存量随光强度的减小(消光值从 0.2 变为 0.3 m^{-1})反而增加了。这种增加是因为：消光值为 0.3 m^{-1}时，浮游植物的生长速度要比消光值为 0.2 m^{-1}时慢，而这又使生长速度较慢的浮游动物能够吃到更多的浮游植物，否则，浮游植物就会作为未被摄食的浮游植物碎屑而沉入水底。浮游植物於第 4 天($k=0.2$)突然衰落，这一方面是由于营养盐被迅速生长的浮游植物消耗，另一方面也是由于不断累积的浮游植物碎屑下沉的缘故。最大与最小光强度之间的最大浮游动物生长量是模型内相互作用的结果，没有模拟方法，这种相互作用是不易看见的。生态系模型的运用已经表明：在环境值处于中间水平时许多其他的营养关系处于最优化状态。

问题 5.13　在图 5.17 所示的计算机模型结果中，为何当 $k=0.7$ 时浮游动物的生产量最低？

如上例所述，计算机模拟模型既有优点，也有不足。它无法代替对真实数据的收集。有人曾尝试过用模型来模拟实际事件。然而，通常由实际事件所获得的数据是如此众多变量的结果，以致于在统计学上难于用任何一个模型对它们作出解释。因而人们更多地将一个模型用于表明对可能发生事件的各种前景预测上。当要求与野外数据相一致时，一个生物营养动力学计算机模型需要与一个物理环境的计算机模型相耦合。这样的模型已经产生了，其一例是由英国普利茅斯海洋环境研究所为布里斯托尔海峡和塞文湾设计的综合生态系模型(称为 GEMBASE)。在该计算机模型中，一个生态学子模型在 7 种不同的物理区域中运行，而这些亚区间的水交换是由描述水流的两个物理模型决定的。由这两个物理模型所产生的水交换的积分，作为输入进入慢尺度的生态学模型中。

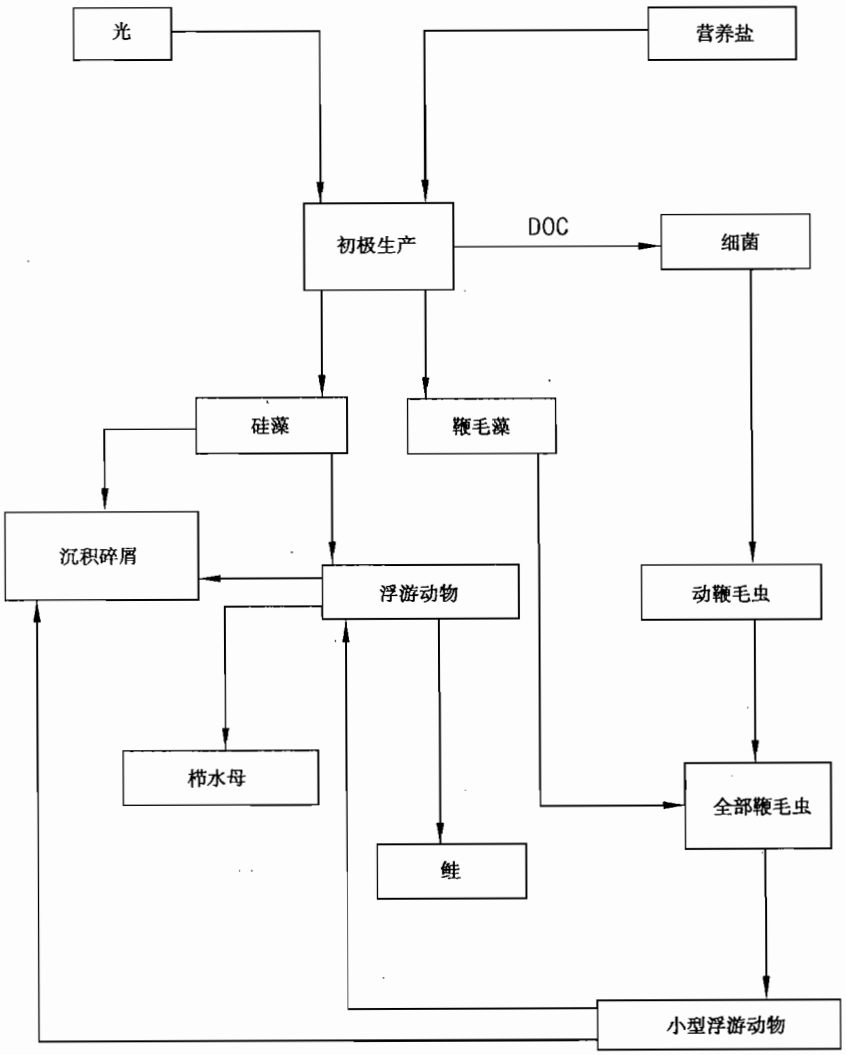


图 5.16　一个简单的营养动力学模型，用于不同营养级相互作用的计算机模拟。DOC，溶解的有机碳。

5.4　海洋和陆地生产量的比较

前面对水层生产量和食物网的讨论，突出了海洋生境独特的生态特征。你可能已经注意到了海洋与陆地生态学之间显著的差别。以下几点概括了两个主要环境中的初级生产量和次级生产量的差别。你也许希望自己列出对比环境的物理特征之间，以及海洋与陆地生物之间普通结构和行为方面的差别。

1. 在外海，初级生产者大部分为小型浮游植物（马尾藻是极少的一个例外）。尽管大型藻类和海草是近岸浅水海域中有机物的主要生产者，但小型浮游植物才是海洋初级生

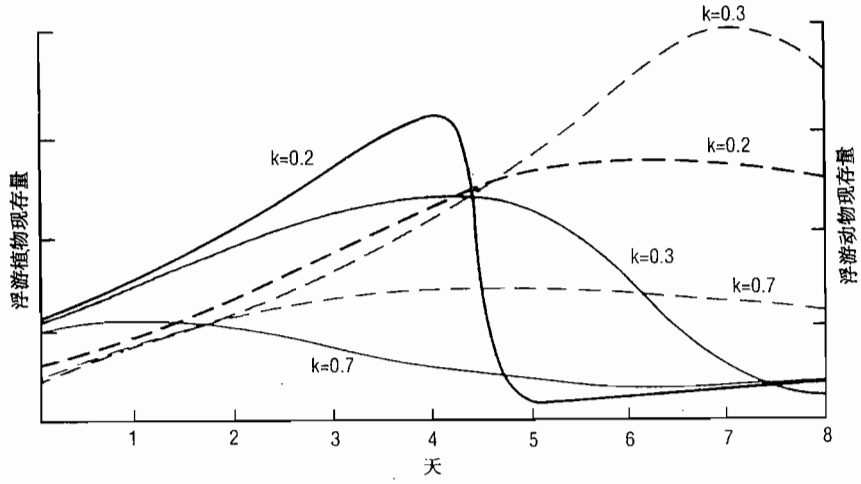


图 5.17　模拟预测浮游植物(实线)和浮游动物(虚线)在不同消光系数(k)下的生产量(现存量用相对单位表示)

产量的最大贡献者。相反,陆地的初级生产者主要是草和树这类大而明显的种类。

2. 浮游植物和陆地植物的基本构造极为不同。由于浮游植物个体较小,增强了漂浮性,同时,由于其较大的表面积与体积之比,加快了直接通过细胞壁从周围海水中对营养盐的吸收。相反,陆地植物需扎根并从土壤中吸收养分。陆地植物还要发展枝干和枝以克服重力,并最大限度地展露于阳光中,而这就需要产生纤维素和木质素这类碳水化合物以使其保持强度和硬度。反之,浮游植物在构造上不需要大量的碳水化合物,而主要是由蛋白质组成的。

3. 由于浮游植物个体小,蛋白质含量高,并且与食植动物数量相比,其相对丰度较低,因而大部分的海洋初级生产量可被海洋食植动物摄食、消化并轻易地同化(吸收)掉。只有相当少的浮游初级生产量能直接进入分解者循环中。陆地生态系的情形却不同,那里大部分的初级生产量以不能食用或无法消化的结构成分存在,如树皮、树干和根中所含的纤维素及木质素。陆地动物所吃掉的植物生产量很少超过全部植物生产量的 5%～15%,而且它们摄食的物质大部分是不能消化的。因而大部分的陆地光合生产量,可经由分解循环间接进入食物链中。

4. 在水层环境中,初级生产力大约为 50～600 g C $m^{-2}a^{-1}$。相比之下,陆地的初级生产力在干旱的沙漠及植物无法生长的寒冷地区(南极)实际为 0,而草原的最大值约为 2 400 g C $m^{-2}a^{-1}$,热带雨林约为 3 500 g C $m^{-2}a^{-1}$。虽然在浅水区,底栖海洋植物的初级生产力可能接近陆地的值,但一般来说,海洋中每单位面积的初级生产量要比陆地的绿地低得多。

5. **生产量与生物量之比(P/B)**是一个有用的比较;该比值表示每年的总生产量(年生产力)与全年存在的平均活物质量(植物或动物)的关系。虽然小型海洋浮游植物的总生物量可能较低,但这些藻类生长得很快。因此,在海洋水层生态系中,浮游植物的 P/B 比大约为 100～300;这意味着一年中浮游植物的生物量可周转 100～300 次。与浮游植物相比,海洋浮游动物一年内所测得的 P/B 也大约要低一个数量级,而鱼类的 P/B 比还要再

低1个数量级。相反，陆地植物的总生物量非常高(我们可以观察到)，但一般生长速度慢，生活周期长；而且，这些植物初级生产量的很大一部分都用来维持这些生物量的呼吸作用。因而，陆地植物的 P/B 也要低的多，约为 0.5～2.0。

6. 海洋动物大多为冷血(变温)的无脊椎动物和鱼，因此，它们对能量的需求，要比在陆地食物链中占优势的温血动物的鸟类和哺乳动物低得多。而且，水层动物生活在具浮力的液体中，故用于运动的能量很少；相比之下，哺乳动物和鸟类要化费大量的能量以克服重力。步行、爬行和飞行要比游泳化费的能量多，这就是说，海洋水层中的动物所摄取的能量有相当大的部分被用于生长及繁殖。实际上，海洋变温种类的生长率(所产生的生物量与所吃食物量之比)要比陆地动物高一个数量级。与陆地哺乳动物和鸟类相反，它们产生大量的子代，并且不需化费大量的能量照顾后代。与陆地相比，海洋的所有这些特性有助于产生较高的次级生产量。

7. 植物在陆地生物量中占有明显的支配地位，而直观上动物则构成海洋的优势类群。尽管海洋只占世界植物生产量的50%左右，但其动物的生产量占世界动物生产量的50%以上。

5.5 矿物循环

组成有机物的所有元素最终都能得到再循环，只是时间尺度不同。将有机物转换复原成无机元素形式这一过程通常被称为**矿化作用**。该过程在整个水体及海底都会发生，来自上覆水的碎屑物质最终累积在海底。矿物质的再循环过程在真光带发生的速度相当快(一个季节之内)，而对下沉并在海底累积的难以分解的物质来说，则要慢得多了(经过地质年代)。

图5.18例举了元素通过各种生物类群而循环的几种方式。在氧化充足的水体中，有机物通过异养细菌的作用经氧化降解而被分解。

产生的二氧化碳和营养盐可被浮游植物再次利用。在不含游离溶解氧的**缺氧区**，循环的情形有所不同。缺氧区位于海底沉积物表面下，在几个特殊的海区中，如黑海，由于它与邻近的地中海之间的水交换及混合受到海底地形的严重制约，所以在这个海区中，从200米深处至海底都是缺氧的。在缺氧条件下，细菌的降解作用是通过厌氧菌进行的，它们可利用硫酸根和硝酸根中的氧。这类氧化作用形成了像甲烷、硫化氢和氨这类高度还原的化合物。因为这些化合物化学能含量高，所以，另一类细菌(**化能自养菌**)可利用这部分能量来还原二氧化碳并制造新的有机物。利用无机化合物(如亚硝酸盐、氨、甲烷、含硫化合物)的氧化作用所产生的能量，将 CO_2 中的碳固定成有机化合物的过程称为**化能合成作用**。

从生态学角度来看，海洋中再循环的最重要方面是限制生长的营养盐再循环的速率。在海洋中可能供应不足的营养盐中，硝酸盐(NO_3^-)、磷酸盐(PO_4^{3-})、铁(生物可用Fe)和溶解硅〔$Si(OH_4)$〕的浓度往往低于浮游植物生长最快时所要求的半饱和水平(参考3.4节)。硅这个限制因子主要影响那些利用硅形成骨骼的生物；这些生物包括浮游植物中的硅藻和硅鞭毛藻(见3.1节)以及浮游动物中的放射虫(参考4.2节)。由于硅只有无机形

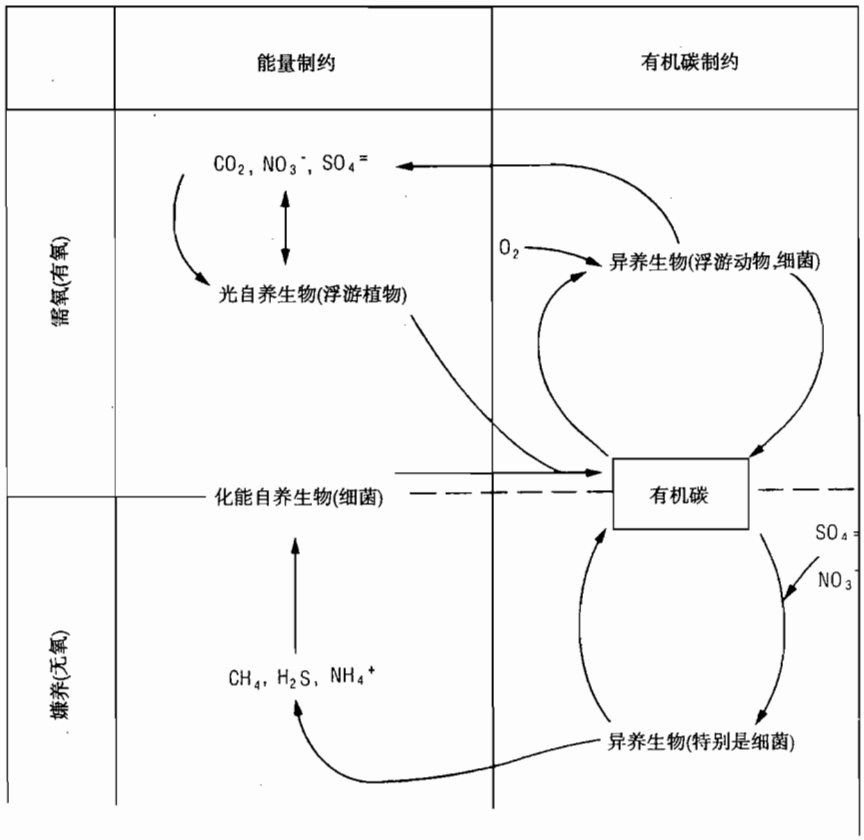


图 5.18　海洋生物取得能量的各种途径:光能自养生物从光中取得能量;化能自养菌从化学能很高的无机成分中取得能量;异养生物从有机碳中获取能量,而对几种细菌来说,它们可同时利用这几种途径获取能量。在某一时刻或海洋生境的某个地方,这几种能量来源中的每一种都有可能受到限制。有机碳的供应量在很大程度上受到化能自养菌和光能自养生物生产有机碳速度的限制。光能自养生物受到光量的限制。需氧或厌氧的化能自养菌受到由厌氧异养生物代谢而产生的高度还原的无机物量所限。因此,每个过程实质上取决于下一个过程,以通过整个系统将物质再循环。

式,故其循环比较简单;生物利用溶解的硅产生骨骼,而生物死后其骨骼物质又发生溶解。从化学角度来看,磷的循环过程也比较简单;在 pH 值多呈碱性的海水中,有机磷酸盐很容易被水解成无机磷酸盐,再次被浮游植物所吸收利用。由于磷可通过食物链快速地进行循环,故在海洋环境中几乎不起限制作用。但是,与硅和磷相比,氮的再循环过程是比较复杂的。

5.5.1　氮

海洋中的氮能以多种形式出现,而各种存在形式之间不易发生转换,所以海洋中的氮循环较为复杂(图 5.19)。氮的形式包括溶解的分子态氮(N_2)和氨离子(NH_4^+)、亚硝酸盐(NO_2)和硝酸盐(NO_3^-),以及像尿素($CO(NH_2)_2$)这样的有机化合物。海洋中氮的主要形式为硝酸根离子,虽然多种浮游植物也可利用亚硝酸盐或氨,但浮游植物吸收氮的主要形式是硝酸根离子。有几种浮游植物也能吸收某些小分子的有机氮,如氨基酸和尿素。氮以

适当的状态为浮游植物所利用的速度，可能成为寡营养水域全年，以及温带水域夏季初级生产量的限制因子。

由于细菌的活动以及海洋动物的排泄作用，特别是浮游动物对氨的排泄作用，使得水体中的氮得以更新。如图 5.19 所示，氨氧化成亚硝酸盐，进而氧化为硝酸盐的过程称为**硝化作用**；能调控这种化学变化的细菌叫**硝化细菌**。硝酸盐形成还原的氮化合物这个相反的过程大多发生在缺氧的沉积物中，称为**脱氮作用**；这些变化是由**脱氮细菌**完成的。氮循环还包括**固氮作用**，即溶解的氮气转化成氮的有机化合物；该过程只能由几种浮游植物来完成，其中最常见的是蓝细菌。溶解的有机氮(DON)及颗粒有机氮(PON)都可作为细菌生长的营养盐。细菌将蛋白质分解成氨基酸和氨，而后者又在硝化过程中被氧化。最终释放的溶解的无机氮可再次为浮游植物所吸收利用。氮循环中包括的各类细菌本身可直接作为某些微型和小型浮游动物的食物来源。

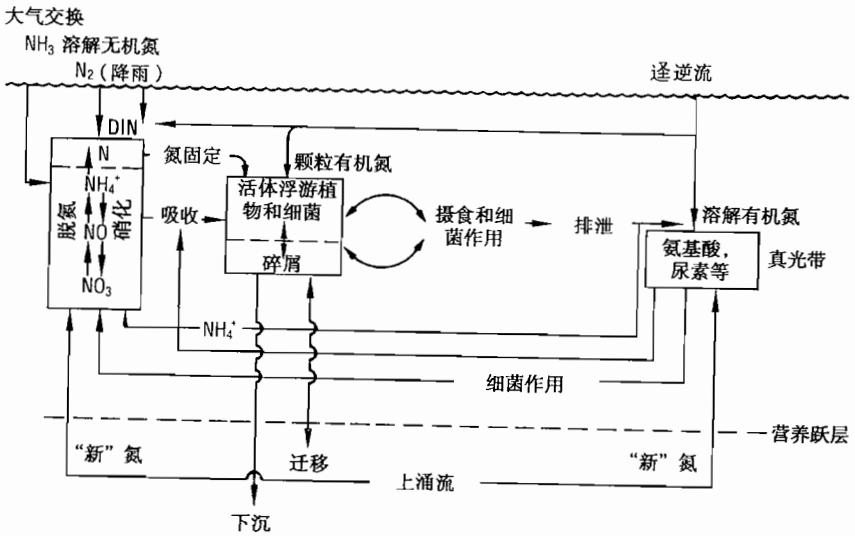


图 5.19　海洋真光带中的氮循环。图示在真光带中和营养跃层以上所发生的氮的再循环过程，以及“新”氮自深层水的输入过程。注意 DIN(溶解的无机氮)、PON(颗粒有机氮)和 DON(溶解的有机氮)三者之间的相互关系。营养跃层是营养盐浓度随水深迅速改变的水层。

海洋氮循环的一个重要方面是初级生产中所用氮的来源问题。一部分初级生产利用真光带中有机物再循环所产生的氮；另一部分初级生产则利用来源于真光带之外的新氮(见图 5.19 和 5.20)。**新生氮**主要是由于垂直混合作用从营养跃层之下进入到真光带中的硝酸盐，但也包括由固氮作用和经河流注入及降雨进入真光带的少量氮。再循环氮的主要形式为氨和尿素。对再生氮及新生氮(以及再生生产量和新生产量见图 5.20)的比较很重要；因为只有新氮的不断输入，决定着海洋产生持续渔获量的总能力(记住：从海洋中将鱼捕获的同时也将氮排除)。也只有新生氮才有助于吸收由于人类活动进入海洋的过量 CO_2；在这种情况下，浮游植物生产量的增加可将多余的 CO_2 排除。

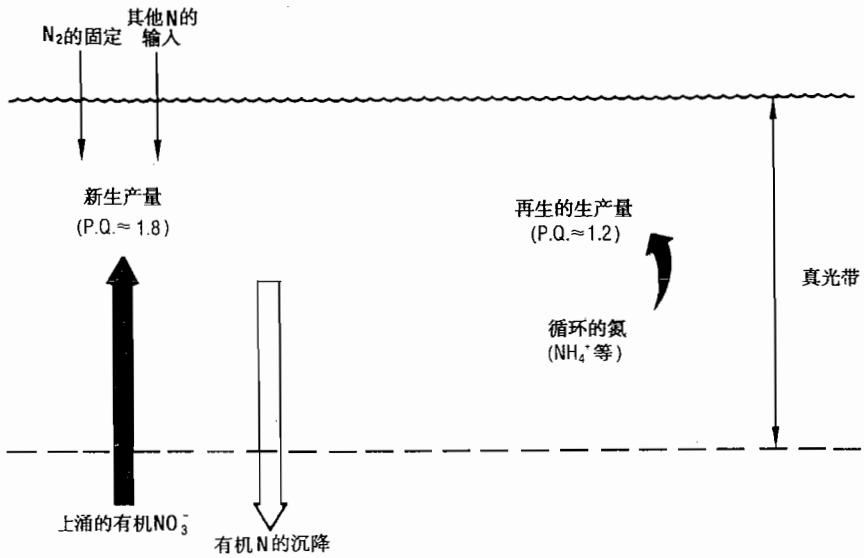


图 5.20　由再循环氮和新生氮所产生的生产量的比较。再生氮生产量只能来自真光带中生物的排泄作用所提供的还原氮。新生氮生产量则依赖于真光带之外的氮供应，其中氮主要来源于从营养跃层之下向上转移的硝酸盐。在稳态下，上涌的氮与下沉的结合在沉积颗粒中的氮之间保持平衡。在年的时间尺度上，每年外海新生产量大约是更新生产量的 1/3～1/2，但在较小的时间和空间尺度内的实际值可能与该值明显不同。P.Q. 是光合商（文中有定义）。

在海洋的寡营养区中（如 3.5.1 节讨论的大型辐合涡旋区），海水极少自真光带以下向上运动，因而新生氮的数量就非常少。但在上升流区，新生氮的数量很大。新生产量与总生产量（新生产量＋再生生产量）之比称为 f－比；图 5.21a 表示不同营养盐浓度水域的 f 值，寡营养水域中的 f－比可能为 0.1 或更小，但在上升流区，f－比可高达 0.8。全球海洋的年平均值估计在 0.3～0.5 左右。全球大约 1/3 水层的初级生产量发生在新生氮进入真光带的地区；这些沿岸或上升流区只代表大约海洋表面的 11%（参见表 5.1）。其他海域的初级生产量主要是依靠真光带内再循环的氮。

问题 5.14　(a)若一个海域的年初级生产量为 300 g C m^{-2}，其中 30%的产量来自再生氮，f－比应是多少？(b)你能找出具有这一生产量并具有该 f－值的海域吗？(参看 3.6 节)

图 5.21b 表示肉食性的鱼类和乌贼的生产量与总初级生产量及新生产量的关系。所生成的鱼类和乌贼的总量是由再生生产量和新生产量产生的。对于由再循环氮所产生的那部分渔获量会导致系统中的氮损失，因而就减少了生产量，但是，对于来源于新氮的那部分渔获量而言，其结果是产生持续的捕获量。由于氮可得到补充，因此，与寡营养水域相比，在表层氮不耗尽的情况下，从富营养水域中可捕获渔业总产量中的较大部分。图 5.21b 表示在 f－比值约为 0.1 的寡营养水域中，当鱼的总产量为 2 g 湿重 $m^{-2}a^{-1}$时，持

续年捕获量约在 0.2 g 湿重 $m^{-2}a^{-1}$(为 2 g 的 10%)。相比之下,在 f—比值为 0.8 的富营养水域中,当鱼的总产量为 20 g 湿重 $m^{-2}a^{-1}$时,持续年捕获量约在 16 g $m^{-2}a^{-1}$,即:两种水域从鱼的总产量相比,富营养水域高出 10 倍,但从持续年捕获量相比却高出 80 倍。

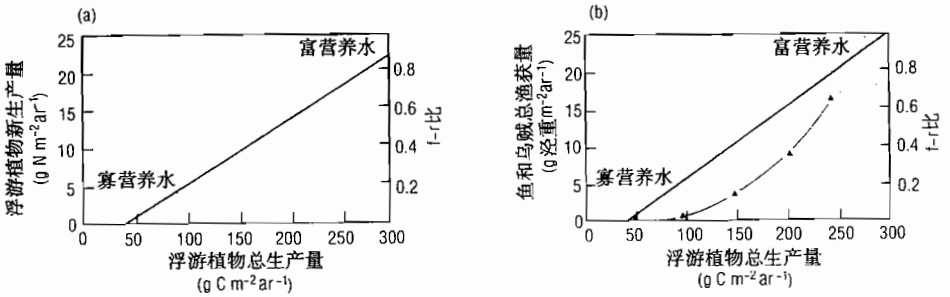


图 5.21 (a)从寡营养到富营养的各种海洋环境中,浮游植物新生产力作为浮游植物每年总生产力(再生+新生)的一个函数。(b)从寡营养到富营养的各种海洋环境中,肉食性的鱼类和乌贼的总生物量作为浮游植物总生产力的一个函数。▲连线表示只来源于新生产力的鱼类生产力的总量;这是一个持续渔获量,由于捕获而被排除的氮可被上涌的硝酸盐所替代。

问题 5.15 在图 5.21 中,从寡营养水域到富营养水域,为何鱼类的持续捕获量呈指数增长?答案可从图 5.21a 和 5.21b 中获得。

在图 5.20 中,**光合商**(PQ=浮游植物所产生的氧的摩尔数除以被吸收的 CO_2 摩尔数)用于鉴别两种类型氮生产过程的差异。注意基于再循环氮的再生氮生产量,其 PQ 值(≈1.2)低于以大气和河流进入海洋的氮(特别是上涌的硝酸盐)为基础的新氮生产量的 PQ 值(≈1.8)。其原因在图 5.22 中有所概括,图中的各种 PQ 值是根据所利用氮的类型及光合作用所取的化学通路。如果只形成碳水化合物,则对于所用的每摩尔二氧化碳而言,将产生 1 摩尔氧的化学计量产量。然而,光合作用过程中还要形成脂类物质,而且因为脂类比碳水化合物还原的程度高,故而另外又释放出氧气,而 PQ 值约等于 1.2 而不是 1.0。如果有大量的硝酸盐(新氮源)被吸收并在形成蛋白质的过程中被还原,则相对于所利用的 CO_2 来说,所释放的氧气会更多一些,这样 PQ 值就会增至 1.8 左右。若浮游植物在生产蛋白质的过程中以氨作氮源(经再循环的氮形式),那么,该过程就需要氧气,而 PQ 值便为 1.0 或更少。因此,能利用硝酸盐进行迅速分裂的浮游植物种群,有相对高的 PQ 值。较低的 PQ 值表明,还原态的氮(如经再循环的氨),正被用于光合作用。由于对 PQ 值(或者硝酸盐的垂直输运量和速度)进行精确测定比较困难,所以 f—比值仍是一个值得进一步讨论和有争议的问题。

5.5.2 碳

对于生命来说,碳是另一种至关重要的元素,但与氮不同的是,海洋中的碳从未作为一个限制性因素。然而,碳循环具有某些与物理和生物过程有关的特性(如图 5.23 所示)。

由于二氧化碳极易溶于水,所以大气中的二氧化碳可进入海洋。如果海水中 CO_2 的浓度完全取决于大气中 CO_2 的分压(0.3 mL^{-1}),海水与空气中 CO_2 的相对浓度以及海水的温度和盐度,那么,海水中的 CO_2 含量将非常低。然而,溶于海水中的游离 CO_2 可与水

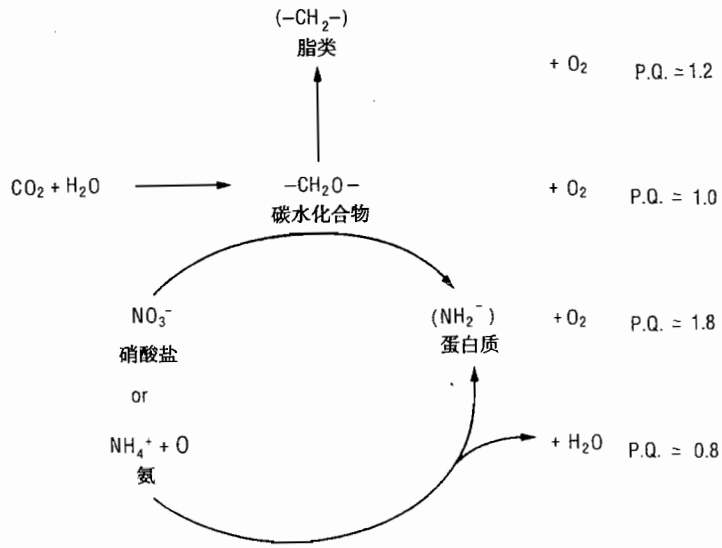
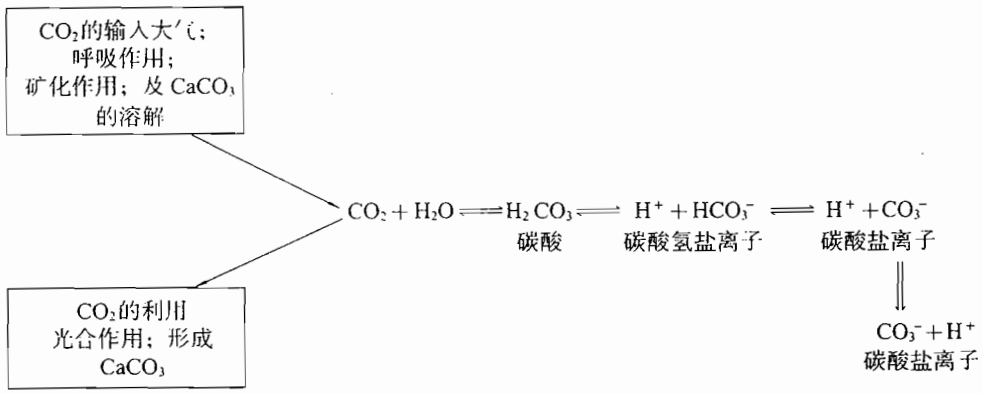


图 5.22　光合途径与光合商(P.Q.)的关系。中间表示光合作用的基本方程式;在此情况下,只形成碳水化合物,因而 P.Q. 值为 1.0(利用 1 摩尔 CO_2 可产生 1 摩尔 O_2)。注意,P.Q. 值随浮游植物在形成蛋白质过程中所用氮的来源不同而不同。(详见课文)

化合并电离成碳酸氢根离子和碳酸根离子,如下所示。



这些离子是 CO_2 的**结合**形式,它们(特别是碳酸氢盐离子)代表了海水中溶解 CO_2 的最大部分。平均每升海水中总 CO_2 的含量约 45 mL。由上面的化学反应式所示,结合的碳酸氢盐离子和碳酸盐离子可作为 CO_2 的库。作为气体溶于海水中的 CO_2 量大约是0.23 mL L^{-1},当游离的 CO_2 由于光合作用而减少时,反应向左进行,结合的离子形式释放出更多的游离 CO_2;这样,即使光合作用大量发生,CO_2 也决不会成为植物生产量的限制因子。相反,当植物、细菌和动物进行呼吸作用释放出 CO_2 时,就会产生更多的碳酸氢盐离子和碳酸盐离子。

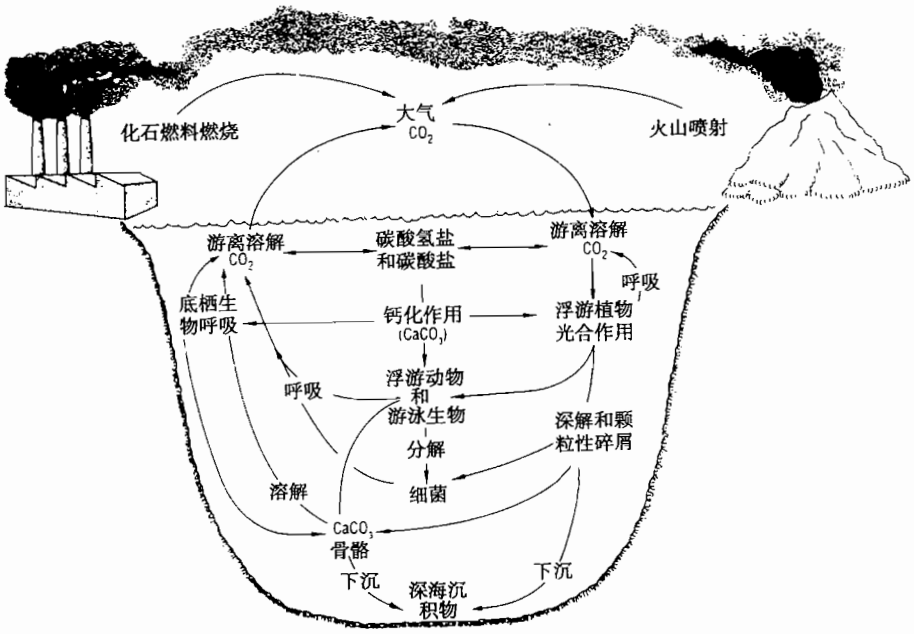


图 5.23　碳循环的基本图解

注意在上面的总化学反应中有氢离子的释放。这意味着海水的 pH 值在很大程度上受到碳酸氢盐和碳酸盐浓度的调节，通常为 8±0.5。由于矿化过程和呼吸作用，当海水中的 CO_2 增加时，氢离子数量增加，因而 pH 值下降(溶液酸性增强)。如果由于光合作用海水中的 CO_2 减少，则情况相反，pH 值升高。因此，海水就充作一种缓冲溶液。

某些海洋生物在**钙化**过程中能将钙与碳酸盐离子结合，生成钙质的骨骼物质。碳酸钙($CaCO_3$)可能以方解石形式存在，也可能以霰石形式存在，后者更易溶解。生物死亡后，其骨骼物质下沉，或者被溶解，这时 CO_2 又被释放到海水中，也可能埋置在沉积物中，这种情况下，结合的 CO_2 从碳循环中被排除。

问题 5.16　哪种海洋生物(浮游生物、游泳生物及底栖生物)能将 CO_2 合成碳酸盐骨骼，从而对碳循环产生影响？(参考 3.1 节和 4.2 节可得到部分答案)

图 5.23 所示的是简化了的碳循环，它总结了上面所讨论的过程。一般来说，通过浮游植物的光合作用，CO_2 由无机碳转化为有机碳，随后，有机碳被较高的营养级所消耗，一部分 CO_2 就经再循环而成为无机的碳酸氢盐，而另一部分 CO_2 可以气体的形式从海洋表面逸散到大气中。CO_2 可在海洋表面被吸收，也可通过呼吸作用和矿化作用在水体中产生。据信，海洋所吸收的 CO_2 要比逸散到大气中的 CO_2 多。

据估计全球海洋中可溶性 CO_2(碳酸氢盐离子、碳酸盐离子及溶解的 CO_2)的总量约 38×10^{12}吨。大约是大气 CO_2 总量的 50 倍还多。化石燃料的燃烧以每年 0.2%左右的速

度增加大气中 CO_2 的总量，对我们而言，非常重要的是要了解大气中增加的 CO_2 是否能被海洋所吸收，或者是否会不断在大气中累积并通过被称为“温室效应”的过程使地球变暖。

海洋中的生物对于碳循环和大气中 CO_2 的平衡具有三重的重要性。首先，由食物链所固定的 CO_2 量，取决于有多少新的硝酸盐进入真光带以支持光合成(见 5.5.1 节)。其次，被永久埋置到沉积物中的碳量取决于深水化学、生态学和沉积(作用)过程，特别是取决于使溶解的和颗粒状的有机碳发生再循环的微生物环(5.2.1 节)。第三，经过地质年代，海洋生物碳酸盐骨骼中所吸收的 CO_2 量已成为吸收 CO_2 的最大途径。据估计，目前约有 $50\times10^{15}tCO_2$ 以石灰石形式存在，$12\times10^{15}t$ 的 CO_2 以有机沉积物的形式存在，还有 $38\times10^{12}tCO_2$ 以溶解的无机碳酸盐形式存在。要确定沿图 5.23 中的各种途径发生转换的碳的数量，这在地球化学和生物学中都属难题，但是，如果我们要想解决地球碳的收支问题，这是必须要解决的问题。

问题 5.17　在光合作用过程中，CO_2 是必不可少的。是否应当把 CO_2 看成是一种如硝酸盐那样的营养盐，它能限制海洋中浮游植物的生产速率吗？

5.6　第五章总结

1. 食物链是一种用来描述食物中所含能量及有机物的线性通路的方法，该能量通路包括从第一营养级的初级生产者，经草食性和肉食性消费者营养级，到达顶级捕食者。由于代谢需要消耗能量并且化学能可转换成热量，故在营养级之间发生的每一次能量传递过程中都会损失一些。然而，与食物相结合的化学元素可通过有机物的分解作用而得以再循环；这个过程可释放出溶解的无机化合物，它们再次被浮游植物吸收，并在光合作用过程中被转换成有机化合物。

2. 尽管浮游植物与高营养级的消费者之间大小有很大差别，但由于这些生物的世代时间不同(从几小时到许多年)，结果，海洋食物链各营养级的生物量数值十分相似。

3. 运用表达式 $P_{n+1}=P_1E^n$ 可对海洋中不同地点的次级生产量作出估计。该方程式表达了在某一海区中，初级生产力的定量值和食物链营养级个数，以及能量从一个营养级向另一个营养级传递的生态效率之间的关系。

4. 食物链中营养级数目与占优势的浮游植物的个体大小成反比。在富营养的上升流区，食物链的特点为：具有大型链状群体的硅藻，初级生产力高，营养级数目少，而鱼类或哺乳动物的生物量则较高。在营养盐不足的外海，初级生产者为生产力较低的微型浮游自养鞭毛藻；这导致食物链加长，而且因为长食物链中的能量损失增加，所以顶级捕食者的生物量相对较低。

5. 食物网是对通过种间作用的能量流动更加接近实际但更加复杂的描述。食物网是一种手段，用以辨认多种海洋生物彼此为同一种食物而发生的竞争，很多动物在生活期间可改变其食性，某些生物主要以碎屑为食，同类相残行为在海洋中是常见的。这些关系会对顶级捕食者可应用的能量产生影响；比如，栉水母和幼鱼对食物的竞争，或者栉水母对鱼卵或幼鱼的捕食，都会显著地减少具有商业捕获价值的鱼类资源。

6. 细菌和浮游原生动物在微生物环中相互作用，而微生物环又与经典的由浮游植物—浮游动物—鱼类组成的食物链耦合在一起。在该亚系统中，细菌分解颗粒性及溶解的碎屑；所产生的细菌生产量可被原生动物以及像无脊椎动物幼体和有尾类这类较大的浮游动物消费掉。因而细菌可以再生溶解的营养盐，继而被浮游植物利用，细菌本身又成为浮游食菌种类的食物来源，细菌的生产量可通过中间环节的原生动物向较高的营养级传递，而这些原生动物又为较大的浮游生物所食。

7. 海洋与陆地食物网之间具有重要差别。海洋初级生产量主要是由快速生长的小型浮游植物实现的，其中大部分被食植动物消费并同化掉。相反，大多数陆生植物体积大、生长慢，并含有许多不能消化的结构物质。在陆地植物总生产量中，只有15%或更少的部分被吃掉，而其中只有一部分是可以消化的并可被同化为食植动物的生产量。此外，在海洋动物中，变温动物占优势，它们所需要的代谢能量比在陆地生境中占优势的恒温鸟类及哺乳动物低。能量利用的这种差异加之大部分海洋初级生产量被食这一事实表明：能量通过海洋食物链进行传递的效率很高，并且与陆地的次级生产量相比，海洋的次级生产量要高得多。

8. 虽然通过现场培育和实验室分析技术可获得对初级生产量的相对精确的估计值，并且渔获量的统计数字可为我们提供从食物网输出能量的最小值，但是要对浮游动物和小型游泳生物占据的中间营养级，即对次级生产量进行定量，则要难得多。尽管有些技术已被用于次级生产量野外数据的测定，但由于所要研究的地理海域如此广阔，以及海水和其中生活的生物不断地运动等原因，所以这些技术往往不太实用。因而许多研究者求助于不同的实验方法。这些方法包括：实验室尺度的实验，对种内能量分配的每个方面进行定量分析；受控生态系实验具有较大的尺度，可在同一时刻研究几个营养级之间的相互作用；计算机模型模拟，将来源不同的数据输入数学模型，试图模拟自然过程。

9. “矿化作用”一词，用来描述元素通过食物网得以再循环的过程。生态学研究特别关心在海洋中，浓度有限的必要元素的再循环速率；这些必要元素包括硝酸盐、铁、磷酸盐，偶尔也包括溶解的硅。在这几种营养盐中，硝酸盐常常浓度很低，足以对植物的生长起限制作用。因为氮在海洋中有多种存在形式，故其循环过程比较复杂；硝酸盐是浮游植物最常利用的主要形式，不过，氨、亚硝酸盐和溶解的分子氮也可被某些种利用。生物的生理活动在不同的化学形式中产生颗粒态和溶解态的有机氮，而各种类型的细菌又是氮的化合物从一种类型转化为另一种类型的调节者。

10. 在真光带中，通过浮游生物再循环产生的再生氮（主要是氨和尿素）与从深水向上运动而进入真光带中的新生氮（主要是硝酸盐），或由河流和降雨进入真光带的少量新生氮之间有着重要的差别。新生氮与再生氮的数量之比（f－比）在上升流区高，而在寡营养区则低。在生产量主要以新生氮（硝酸盐）为基础的海域，光合商（PQ）高，这表明在由硝酸盐形成蛋白质的过程中，有氧气释放出来。如果光合作用生产以再生氮形式为基础（即氨），则PQ值较低，因为反应中需要消耗氧气。正是由于新生氮不断地输入，提高了初级生产力和最终的渔获量。

11. 虽然碳对于生命是必需的，但在海洋中碳的数量是非限制性的。这是因为溶解的CO_2进入了碳酸氢盐离子和碳酸盐离子的平衡反应。当更多的CO_2自大气进入海洋，或

由于生理活动产生了 CO_2(主要是呼吸作用)时,就会形成更多的碳酸氢盐和碳酸盐离子,这样一来,增加的 CO_2 就会不断地进入海洋。反之,当某个生物学过程需消耗溶解的 CO_2 时,化学反应向反方向进行,CO_2 从其结合的离子状态下释放出来。由于人类活动使得排放到大气中的 CO_2 量增加,确定海洋能吸收多少 CO_2,以及有多少 CO_2 将在大气中积累起来而导致地球变暖,已变得愈加重要了。

以下列问题来巩固对本章的了解:

问题 5.18　假定在外海区,初级生产量是 1 000 g 湿重 $m^{-2}a^{-1}$,初级生产者与初级消费者之间的转换效率为 20%,其他营养阶层之间的转换效率为 10%,试问,可用以转换为顶级捕食者的最大初级生产量是多少?

问题 5.19　考虑到不同类型的浮游植物和不同类型的顶级捕食者首先出现于地质记录中的相对年龄(参看附录 1),你能推断图 5.3 所表明的不同食物链类型演化的意义吗?

问题 5.20　若大部分食鱼的鱼(如金枪鱼)被捕捞,剩下来的主要是食浮游生物的鱼类(如沙丁鱼),这将给区域性渔业带来怎样的后果?考虑不同营养级之间的能量转移和生物的相对数量对区域性食物链造成的影响。

问题 5.21　在北大西洋某海域,由渔获量统计资料的测定得出,摄食浮游动物的砂鳗鳊的生产量为每年每公顷 0.5 吨湿重,而且,同一海域的浮游植物的生产量是 200 g C $m^{-2}a^{-1}$。假定碳构成鱼干重为 50%,干重是湿重的 20%,那么该系统的平均生态学效率是多少(注意:1 公顷=10 000 m^2)。

问题 5.22　下述每种情况,最好的研究途径是实验室实验、受控生态系实验,或是计算机模型模拟?

(a)研究由农田径流带来的杀虫剂对近岸浅海水域的效应;

(b)调查向河口排污对潜在环境造成的冲击;

(c)研究植物或动物的生理学效应。

问题 5.23　美丽箭虫每天摄食 5 mg 的桡足类并产生 0.75 mg 的粪球。这一肉食者的同化效率是多少?

问题 5.24　为提高牡蛎的养殖产量,向一个小湾投放营养盐是否实际可行?

问题 5.25　假定一个海域的新生氮量保持稳定,若将该海域的许多定居的鱼类通过商业捕捞除掉,对该海域的生产力将带来什么影响?

第六章　游泳生物和渔业海洋学

鱼类构成了游泳生物的最大部分，但是，在某些海域，大型甲壳类、乌贼及相近的头足类动物、海蛇、海龟和海洋哺乳类动物也是重要的游泳种类。大型游泳动物和海鸟由于其捕食作用而对海洋生物群落具有深刻的影响。同样，在对于食物、毛皮及其他日用品来源的商业捕捞中，许多游泳的种类占有重要的地位，或曾占有重要的地位。在目前的海洋捕捞中鱼类占优势，对乌贼的捕获量正稳步地增加；目前，迫于公众要求保护多种海洋哺乳类及海龟类的压力，对这两类动物的捕捞正在减少。

6.1　游泳甲壳类

虽然大洋性游泳蟹类和虾类属于游泳生物的范畴，但对不同种类的生物学了解相对要少，且它们中的很少几种数量很大，可供捕捞。95%商业捕捞的甲壳类是底栖生活的种类，用底拖网进行捕捞。然而，磷虾类作为捕捞对象（参见 4.2 节）正日益受到重视，作为一个种它的数量非常丰富。

随着鲸鱼数量的下降和大多数商业捕鲸的停止，作为须鲸（见图 5.4）主要食物的南极磷虾，已变成一个有吸引力和替代性的渔业目标。尽管很少用作人类食品，这些大型（5～6 cm 长）磷虾通常经干燥后，加工成牲畜、家禽和养殖鱼的饲料。俄罗斯和日本船队在 60 年代开始捕捞磷虾，1986 年磷虾的商业捕捞量为 446 000t，基于经济的考虑，俄罗斯停止了捕捞，1994 年日本和智利对南极磷虾的商业捕捞量只有大约 100 000t，这与估计的每年 4 亿 7 000 万 t 的自然捕食者的消费量相比，仍然只是一个很小的部分（见表 5.2）。潜在的磷虾渔获量一直估计至少为每年 2 500～3 000 万吨，或者大约为目前世界鱼类捕捞量的 1/3。在遥远的南极捕捞，经济上花费相对要高。虽然磷虾形成巨大的集群，但这些集群较分散，有时位于 150～200 m 的深度。然而，一旦用回声探测仪确定了一个集群后，一艘大型捕捞船的一次拖网，通常可以捕获 10t 的磷虾。捕捞这么巨大的数量的磷虾，对南极生态系统种群的平衡（包括鲸的数量的恢复）产生的生态后果并不清楚，因为磷虾是南极食物网的中间环节，有理由对这种扩大的捕捞量提出警告。

在日本东北沿岸还有另一种捕捞的磷虾：太平洋磷虾 *Euphausia pacifica*。导致这种独特的渔业是因为，春季该地区的磷虾形成表层的集群，因而很容易捕获。每年约捕 60 000t，主要加工成养殖鱼类的饵料。磷虾是蛋白质和维生素 A 的丰富来源，据认为维生素 A 能增强养殖鱼肉的质地和色素。

6.2　游泳头足类

鱿鱼（图 6.5g）、乌贼和章鱼（例如蛸属）是构成头足纲软体动物的成员。鱿鱼构成目

前头足类捕捞渔获量的70%，并且据估计这种捕捞会有很大地增加。鱿鱼潜在的世界渔获量的保守估计为每年1 000万t。尽管其资源量很大，令人吃惊地是，对大多数种类的生物学和生态学知道的还很少。

乌贼的大小从几个厘米到传说的深海巨大的乌贼(*Architeuthis*)，其长度超过20m(包括伸展的触手)，重达270kg，因此是所有生活的无脊椎动物中个体最大的。所有的乌贼通过其水管喷射出的水流而进行游泳，这些流线型的乌贼在游泳能力和灵敏性方面可与鱼类竞争。一些大型乌贼能达到大约10 m s^{-1}的速度。它们可能也是某些鱼类摄食的竞争者，因为乌贼一般每天能捕食自身重量15%～20%的捕获物，以各种各样的浮游动物及小型鱼类和其他乌贼为食。

许多非常丰富的乌贼种类被广泛地捕捞，并且在某些国家形成人类食物的一个主要来源。1981年日本人开始在太平洋用流网捕捞乌贼，流网网衣宽为8～10 m，长达50 km，网孔大小通常是90～120 mm。晚上将流网垂直放入外海中，使其随风和流漂浮约8小时，以捕捞乌贼和鱼类。到1989年，日本、朝鲜和台湾省使用大约800艘流网船，在太平洋每年捕捞30万t的乌贼，估计还有200艘船在大西洋和印度洋作业。除了乌贼，这些几乎看不见的网不加选择地捕获大量的其他种类。在北太平洋，鲑鱼是最常见捕捞的副渔获物(违法的)；在南太平洋，长鳍金枪鱼是一种很有价值的捕捞对象，1988年的渔获量达到60 000t。到1989年，对使用这种捕捞方法而顺便采到的动物数量的关心一直在增加。除了非选择地捕获其他的鱼种(包括鲨鱼)和海龟外，估计每年仅在太平洋使用的这种网具中，大约有75万～100万只海鸟和2万～4万条海洋哺乳类被杀死。一直没有大型浮游动物的数量估计，如链状的纽鳃樽群体和海蜇，它们也能被这些网具所捕获。最近，从海洋中捕捞如此巨大数量的动物的严重性，已导致联合国大会通过了一项决议，要求从1993年起，各国暂停所有大规模的公海流网捕捞。尽管有些流网仍在使用，问题得到缓和。

问题6.1　假定在80年代，每晚使用800个流网，那么在太平洋每天晚上乌贼捕捞船要放出多少千米长的网？

对乌贼的捕捞可以用许多选择性的捕捞方法。在日本，使用一项捕捞乌贼单一种类的技术，每年捕捞50万吨的太平洋褶柔鱼(*Todarodes pacificus*)这种特殊的乌贼每年要经历大约4 000 km长距离的洄游，从东中国海北部的产卵场(大约32°N)到千岛群岛地区(45°N)，然后返回。

6.3　海洋爬行类

比较而言，适应海洋生活的爬行类种数很少。众所周知，有8种海龟，但有多于6倍的海蛇种类；一种海洋蜥蜴，即加拉帕戈斯群岛产的一种食海藻的大型鬣蜥；几种生活在近岸水中的鳄鱼，最大的种是澳大利亚的湾鳄*Crocodylus porosus*。

海龟通常生活在热带海域，但有的种洄游或被海流带至温带海岸。一些海龟在外海摄食水母或鱼类，另一些海龟(绿海龟)取食浅水海草，但都要经历长途洄游回到陆地，在海岸沙滩上的特殊巢地产卵。这些卵要经受高的死亡率，它们可能被天敌捕食，也可能被人捕获。刚孵化的幼龟也有很高的死亡率，因为它们在爬向海洋的途中可能被鸟类和蟹类捕

食。在水中生活的早期阶段可能被捕食性的鱼类所捕食。成年海龟因其肉和具装饰性的龟甲而几乎被捕杀殆尽。目前海龟被认为是濒危种，在一些国家正实施保护法，包括禁止捕猎和进口海龟及其海龟产品。在印度—太平洋和加勒比海的一些地区，人们正着力收集海龟卵，将其孵化，并将海龟直接投入大海。人们正拭目以待这些保护措施是否会恢复其种群数量。

海蛇用鼻和肺呼吸，但它们是真正的海洋动物，栖息在沿岸河口、珊瑚礁，或热带水域中。大约有 60 种海蛇，其大多数仍在海洋中繁育并饲育它们的幼蛇。它们大量集群并用毒牙射出的毒液杀死小鱼或乌贼，继而食之。尽管海蛇并不总是进攻性的，但有剧毒，能导致人类的死亡。除海鹰、鲨鱼和咸水的鳄鱼外，捕食海蛇的动物不多。海蛇目前局限于印度洋和太平洋的暖水中，曾有人担心，穿过巴拿马地峡的新的海平面运河，会使它们侵入到加勒比和大西洋的暖水区。但目前，运河的淡水阻隔排除了这一可能性。

6.4 海洋哺乳类

有三个目的哺乳动物由不同的陆地祖先演化而来，并且独立地适应了海洋生活。这三个目分别包括：鲸、海豚和小型无喙海豚；海豹、海狮和海象；儒艮和海牛。它们都具有恒温(体温恒定)并给幼仔哺乳的哺乳类特征，它们都呼吸空气。

鲸目大约由 76 种海洋哺乳类组成，包括鲸和海豚。该类群的祖先是在 5 500 万年以前入海的陆地动物。这些海生哺乳动物中个体最大的是须鲸(图 6.1)，包括迄今生活的个体最大的动物——蓝鲸，体长可达 31 m。

须鲸组成大约有 10 种的一个亚目(**须鲸亚目**)。像最大的鲨鱼一样，这些巨大型鲸鱼的大多数主要滤食浮游动物，它们用称做**鲸须**或鲸骨特化的角质板来过滤浮游动物，像刷子样的鲸须从口腔顶部两边向下垂，在鲸须上收集的食物定时地被舌头卷走。座头鲸和长须鲸也能捕食较大型的鱼群，像鲭鱼和鲱鱼，灰鲸能吮食底栖动物。

一些大型须鲸(例如灰鲸、座头鲸)可进行大尺度的季节性洄游，冬季在热带海域产仔，夏季又向极地游动摄食。较小型的鲸类不作长距离的洄游，但可因食物来源和物理环境的变化而运动。

问题 6.2　洄游的鲸类在热带海域产仔/抚幼，夏季在高纬度海域摄食有何益处?

齿鲸亚目包括其他 66 种的鲸类，其特征是有牙齿和单一喷水孔而不具有两列鲸须。齿鲸包括其余的鲸类、海豚和小型的齿鲸类(图 6.1)。齿鲸是海洋中可怕的捕食者，它们捕食乌贼和鱼。虎鲸甚至捕食其他的鲸鱼、海豹和海狮。不像某些须鲸，它们不依赖于表层的食物，而能潜至几百米的深处，抹香鲸在海洋哺乳动物中保持潜水的最深记录。据信，为猎取巨大型的乌贼，它们可以潜至 2 200 m 的深度。一些齿鲸类通过**回声定位**来捕获猎物，它们发出声脉冲并监测回声，至少有一些种类在集群和捕获食物时，表现出互相协同的行为。

某些科学家指出，整个鲸类，也可能单是抹香鲸，所消耗的食物量要远远大于全世界的商业渔获量。例如从 1979 年至 1982 年，在美国东北部的乔治浅滩，18 种鲸类每年消耗的食物在 46 000～460 000t 之间，同一海域的商业渔获量为 112 000～250 000t。在地中

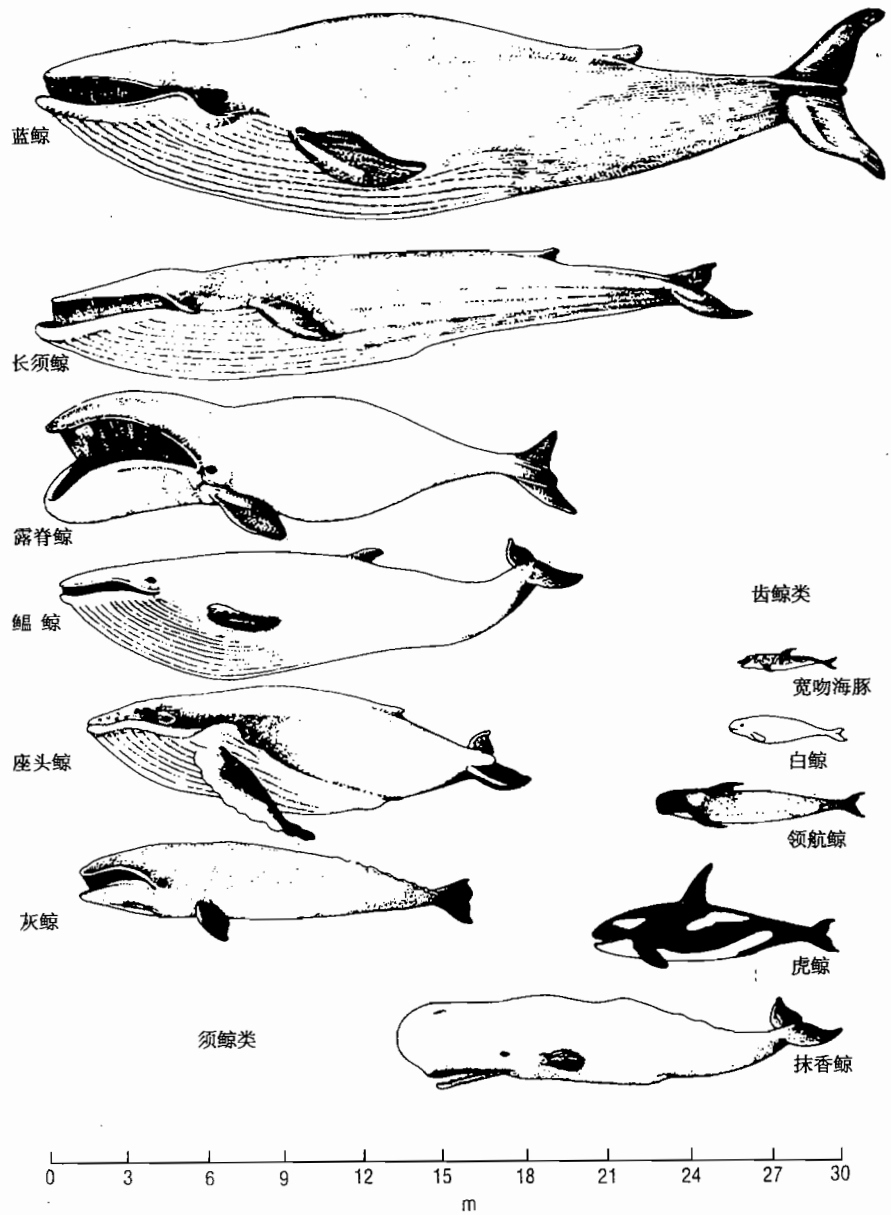


图 6.1　须鲸和齿鲸的相对大小(比例尺为 m)

海,那里的乌贼在海产品中占重要的成分,估计鲸鱼所捕食乌贼的量大约比人类所捕捞的量大 2.3 倍。在南极商业捕鲸船队大肆捕鲸导致种群下降之前,须鲸每年大约捕食 190×10^6t 的磷虾,这相当于全世界所有海洋种类渔获量的 2 倍多(参阅 6.7.1 部分)。给出这些数字,对渔民经常把鲸鱼看成是对鱼类和乌贼的竞争者就不足为奇了。

自古以来爱斯基摩人就一直在捕猎海洋哺乳类，但最早的捕鲸记载始于公元 800 年和公元 1000 年间北欧沿海，在 18 和 19 世纪捕鲸变成了一个主要的商业活动。捕鲸主要是为了鲸油，鲸鱼油可点灯，鲸骨（鲸须）可使妇女的衣着服饰坚挺；除日本外，鲸肉是捕鲸的次要产品。20 世纪初期日益增加的机械化和摩托化高速船只及捕鲸炮的出现，导致鲸类数量迅速下降，某些种类濒临灭绝。即使在 1946 年建立了国际捕鲸委员会（IWC）以后，在 60 年代每年鲸鱼捕获量持续增加到 65 000 只。表 6.1 给出了捕捞之前和目前的 13 种种群数量的估计值，其中有 9 种自 1970 年以来一直被列为濒危种和脆弱种。由于大型鲸鱼的繁殖力很低，并且发育速度很慢，严重衰竭的种群可能需要几十年的时间才能恢复。只知道有一个种即小鳁鲸的数量已大大增加了。相对小型的小鳁鲸从未被过度捕捞过，由于与该种竞争磷虾为食的大型须鲸数量的下降，也可能导致了南半球小鳁鲸种群数量的增加。1986 年**国际捕鲸委员会**（IWC）投票表决拟定了一个无限期的禁止商业捕鲸计划，以期恢复处于濒危境地的鲸鱼数量；1994 年，IWC 在南极周围划定了 28×10^6 km^2 的鲸类禁捕区，由此为 90%的世界鲸类提供了永久性的保护。但是由于其他的一些原因，这些措施未能降低大型鲸类的死亡率。小型的海豚偶尔被渔网捕获。栖息于近岸或暂时进入近岸水域的鲸类，面临着生境日益受到破坏和污染的威胁。毫无疑问，在加拿大东部圣劳伦斯河口的白鲸种群，以及在其他许多地区的淡水海豚都受到了污染的威胁。

表 6.1　鲸种群过去和现在的估计值　所有的估计值都来自国际捕鲸委员会并且大多都是推测的

种　名	学　名	种群估计值	
		捕杀前	现　在
须鲸：			
蓝鲸	*Balaenoptera musculus*	228 000	<10 000*
长须鲸	*Balaenoptera physalus*	548 000	150 000*
鳁鲸	*Balaenoptera borealis*	256 000	54 000*
拟大须鲸	*Balaenoptera edeni*	100 000	90 000
小须鲸	*Balaenoptera acutorostrata*	140 000	725 000
北极露脊鲸	*Balaena mysticetus*	30 000	7 800*
北黑露脊鲸	*Eubalaena glacialis*	无估计值	<1 000*
南黑露脊鲸	*Eubalaena australis*	100 000	3 000*
座头鲸	*Megaptera novaeangliae*	115 000	10 000*
灰鲸	*Eschrichtitus robustus*	>20 000	21 000*
齿鲸：			
抹香鲸	*Physeter catodon*	2 400 000	1 950 000*
一角鲸	*Monodon monoceros*	无	35 000
白　鲸	*Delphinapterus leucas*	无	50 000

* 表示由国际保护自然联合会或美国政府确认的濒危种或脆弱种。

海洋哺乳动物的第二个目包括海豹、海狮和海象。这类为人们所熟悉的动物，分类学

上称为**鳍足目**(Pinnipedia),意思是鳍状足,用来描述它们四个游泳的鳍状肢。与鲸不同,这些动物在陆地或浮冰上集群产仔和休息。全世界海域总共有 32 种鳍足类,在贝加尔湖分布着一个淡水种,但大多数的种和大型的种群都分布在寒冷的南北极海域。大多数种类主要捕食鱼类和乌贼,但海象能用其长牙从海底挖掘贝类和其他的底栖动物为食,鳍足类是典型的集群活动的类群,某些种类可能要在海里经历长距离的洄游。

以前虽然海豹和海狮因其毛皮和油、海象因其长牙而被过度地捕杀,但对大多数种的捕猎已减轻。然而,据信加勒比海僧海豹现已灭绝,夏威夷和地中海僧海豹也处于濒危境地。

海牛和儒艮属于哺乳类的**海牛目**(Sirenia),它们是惟一食草的水生哺乳动物,它们依赖大型植物而不是藻类来获取营养。其食物需求将它们限制在近岸浅水、河口湾和河流中。该目的所有 4 种均生活在暖水中而不到陆地上去。据认为海牛和儒艮是有高度社会性的动物,历史的记载表明,在大肆捕杀它们之前,这些动物有巨大的集群。少数残留的个体倾向于单体生活或只形成很小的家族群。海牛对来自捕杀的压力一直特别脆弱,因为它们栖息在岸边并且行动缓慢而温和。它们因其肉、油和毛皮而倍受赞赏。儒艮曾一度有广泛的分布,包括大西洋水域;目前它们仅分布在印度洋和太平洋。所有 3 种海牛只分布于热带大西洋海域。

第 5 种海牛,斯特勒海牛(*Hydrodamalis gigas*),在历史上已灭绝,这些巨大型动物的存在只被 G. W. 斯特勒做过一次记录。他作为内科医生和博物学家参加了 V. 白令海军准将带领的对北太平洋的探险。1741 年,圣·彼得号船在阿留申群岛西端的一个小岛上失事,虽然白令船长和许多船员在登陆的第一天就死于身体衰弱,但幸存者在当地栖息的水獭和海狮身上找到了足够的食物。他们在附近的海域也发现了海牛,最后也捕杀它们做为肉和油的来源。这些动物被描述成身体长达 10 m、重达 10t。它们捕食巨藻和其他大型藻,用覆盖颌和腭的角质板咀嚼植物叶片。它们集成小群,行动迟缓,性情温驯。失事船只的幸存者在 1742 年返回俄罗斯时,也将这一发现带回了国。后来去白令海捕鲸和猎取毛皮的探险队,在冬天就以海牛为食。虽然估计该海区生活有 2 000 头斯特勒海牛,但从它们被发现到 1768 年最后一头海牛被杀,仅相隔 27 年。化石证据表明,在 2 万年前,这种海牛向南分布到加州的沿岸海域;虽然它在这些海域灭绝的原因只是一种推测,很可能海牛不仅是史前人也是现代人容易获取的食物。

6.5 海鸟

像海洋爬行类和哺乳类一样,海鸟也是由重新适应海水生活的陆地种类演化而来。目前大约有 260～285 种海鸟,这取决于如何定义海鸟一词,这些海鸟约代表世界鸟类的 3%。那些高度适应海洋环境的鸟类包括海雀、信天翁、海燕、企鹅和鲣鸟,这些鸟类很少分布于陆地和淡水中,其生活史的 50%～90%时间在海洋中度过。另一极端情况是海岸鸟,像矶鹞和鸻科鸟,依赖海洋食物但不会游泳。

许多种海鸟已演化形成多种多样的捕食不同类型猎物的方法(图 6.2),这反映在嘴和翅膀结构的差异上。一些种类(撇水鸟、海鸥、海燕)能将海水最表层的漂浮生物刮走,另

一些种类(鹈鹕、燕鸥、鲣鸟)能潜入水中摄取浮游动物、鸟贼和鱼类。企鹅、鸬鹚、海鸦和海鹦能用翼和足在水中游泳且主动追逐猎物。虽然帝企鹅能潜入 250 m 以下的深度,但大多数海鸟主要在海水最表层获取食物。海鸟捕食海水表层生物的影响通常被忽略了,但它可能是相当大的。

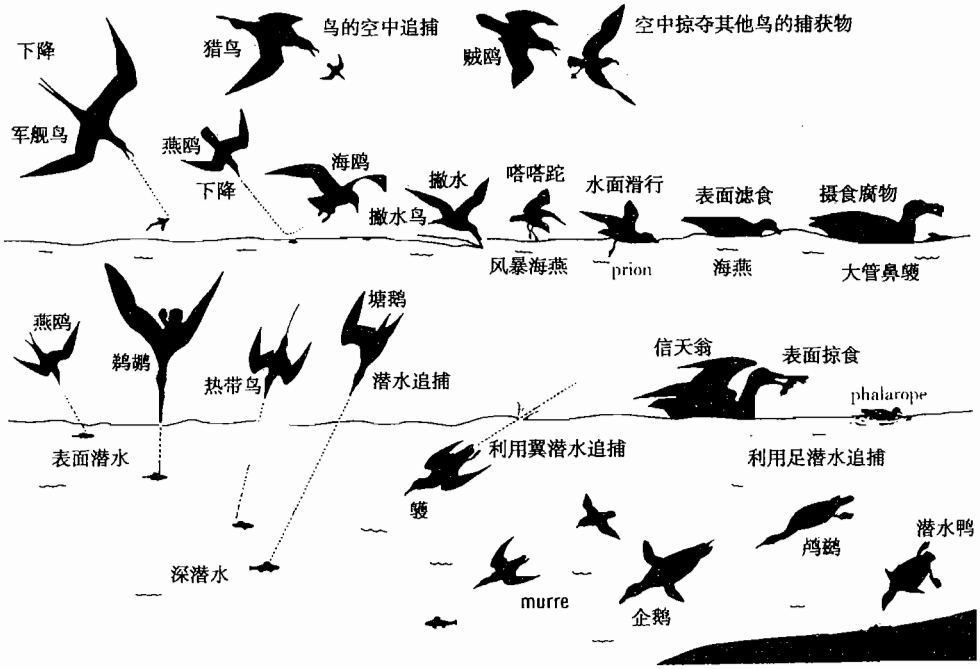


图 6.2 海鸟取食方法,大多数情况下图中所描绘的取食方法的例子,仅代表几种类型海鸟中的一种

虽然海鸟的分布是全世界性的,但最大的群体是在高生产力的海域,这里的食物丰富且集中。几百万只的企鹅(六种)分布在南极,在这里它们以高生产力海域中极其丰富的磷虾、鱼类和乌贼为食。同样,在南美西部海岸上升流区大量的海鸟形成群体岛(图 6.10)。在海洋中,鸟类经常沿海洋锋面形成集群,如在上升流区,这里具有相对高的生产力(参阅 3.5 节)。在低生产力的热带海域很少有鸟类出现。鸟类的分布也反映了海洋环境的季节变化,一些种类的海鸟要历经长距离的周年迁徙,以适应获取食物的季节变化,并为生殖寻找合适的气候条件。

被称为红滨鹬的海岸鸟,要经历一个最长距离的迁徙,这与寻找呈季节变化的食物有关。美洲亚种(*Calidris canutus rufa*)在阿根廷的南端度过南方的夏季,主要是在潮间带海区摄食幼贝。3 月向北迁徙,沿南美海岸停下来摄食蛤肉、贻贝和蠕虫。5 月底,10 多万只鸟沿美国东海岸线,汇集在德拉华湾。它们的到来在时间上与鲎虫的产卵周期相符合(图 7.7g),成千的鲎虫来到岸边产下数百万的卵。它们的卵为鸟类提供了高能量的食物来源,这些食物为它们飞往加拿大极地鸟屿提供了能量。每只雌鸟在到达产卵地后不久即产

下 4 个卵，这些卵重约 75 g，或者超过雌鸟体重的 50%。在北极度过的这段时间恰与昆虫和水生生物丰度的峰值期相符合，7 月和 8 月向南回迁，那时美洲大西洋沿岸海域的无脊椎动物种群数量最高。在潮间带捕食的几周内，海鸟的体重大约能增加 40%，然后继续往南美回迁(参阅 8.5 部分，可了解其他有关海鸟捕食对底栖动物影响的知识)。

气候的变化及由此而引起的可获取食物的波动，使海鸟的种群密度呈现出自然的波动。例如秘鲁外海无人居住的海岛上发现的鸟群，就是一例证(参阅 6.7.2 部分)。在进化过程中，鸟类获得的适应性使它们能在一定的自然气候变化范围内生存。不幸的是，由于人类的活动，而使鸟类面临不断增加的新的死亡威胁，这种干扰阻碍了鸟类缓慢的进化适应。

所有海鸟依赖陆地巢穴产卵，正是在这里，它们面临最大的危险。陆地上的海鸟难以躲避敌害和进行自卫，由此，海鸟自身、卵和幼鸟极易被陆生哺乳类和蛇类所捕食。许多种类将巢筑在陆生捕食者不易接近的岩石岛上，然而仍有许多捕食者如猫、鼠和猪，跟踪或偶然进入巢地，导致对鸟群的干扰和破坏。

问题 6.3　南极企鹅的捕食种是什么？(参考图 5.4)

一些海鸟因其羽毛、肉、蛋或油而被开发利用。但在历史上只有一种被消灭，这就是大海雀(*Pinguinus impennis*)(图 6.3)，它生活在纽芬兰沿岸外北大西洋的孤岛上。这种北半球的鸟与南半球的企鹅在生态上是对应分布，如同企鹅，它的个体很大(至 1 米高)，不能飞，潜水搜寻海中的猎物。这种巨大型的海雀于 1534 年被发现，在 300 年的时间内被捕杀灭绝。开始是当地渔民为其肉而捕杀，后来是由于羽毛和油而进行的商业性捕杀，结果导致最后一只海雀于 1844 年 6 月 3 日在 Funk 岛上被杀死。成千只大海雀的遗体遗弃在岩石海岛上，为草原提供了肥料，今日该海岛已成为海鹦和海雀的禁捕区。

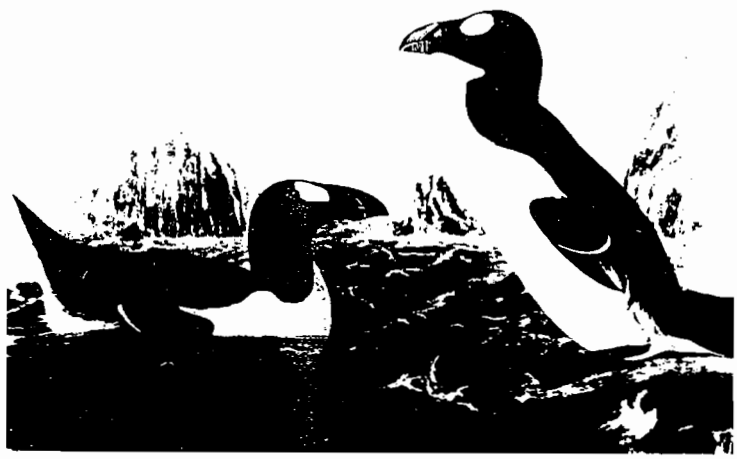


图 6.3　大海雀，由 J. J. Audubon 绘于大约 1835 年，即这种无飞行能力鸟类被捕杀灭绝前 9 年

由于沿岸污染，海鸟面临更大的死亡威胁。在所有溢油事故中，通常海鸟是首当其冲的受害者，油污效应已是众所周知，在此不再赘述。虽然多数溢油是局部性的，但死亡率可能很高；例如阿拉斯加的埃克森、瓦尔迪溢油导致 50 万只海鸟死亡。农药的残留物沿食物链转移，并最终累积在海鸟体内，导致鹈鹕、鳽及其他一些鸟类所产的卵壳变薄且孵化率降低。进入海洋的其他有毒化学污染物也对海鸟产生影响，如有机氯、PCBs（多氯联苯）和重金属如汞。沿岸带的持续开发利用，导致海鸟索饵和繁殖生境的不断减少，也引起人们的关注（参看第 9 章）。

不断增加的捕捞强度也影响海鸟的数量，在北大西洋和太平洋，大量的海鸟偶尔被捕获并淹死在流网中（参看 6.2 节）。也许有更大数量的海鸟面临因人们捕捞而导致猎获的食物短缺，例如在挪威，海鹦数量的下降是因其主要食物：未成熟鲱鱼受到过渡捕捞所致。

同其他许多动物的命运一样，海鸟也面临新的死亡威胁。它们的 6 千多万年的演化经历，对建立抗溢油和网捕的防卫机制，几乎毫无价值。这对那些繁殖力低和性成熟时间长的种类尤其如此。对这些种类，要通过立法和加强保护，通过保护鱼类数量及筑巢和产卵栖息地，而使其不断繁衍生存。

6.6 海洋鱼类

海洋鱼类是海洋脊椎动物中最大和最具多样性的类群，在分类上它们独立地分为以下三个纲：

无颌纲

该纲包括现存最原始的鱼类、无颌的七鳃鳗和盲鳗。该类群约在 5 亿 5 千万年前寒武纪演化出来，目前大约仅有 50 种。

软骨鱼纲

鲨、鳐和魟属于该纲，也称作板鳃鱼类，它们的特征是有软骨，缺少骨鳞。这也是一个古老的类群，首次出现在大约 4 亿 5 千万年以前，现存大约有 300 种。

硬骨鱼纲

该纲包括具硬骨骼的硬骨鱼，这是最成功的一个类群，绝大多数现存鱼类属于该纲，大约有 2 万多种的海洋鱼类，真骨鱼的演化史约有 3 亿年。

无颌纲

盲鳗和七鳃鳗的身体（图 6.4a）延长呈鳗鲡状并缺鳞片。口为吸盘环绕，大多数种类捕食其他鱼类。腐生性的粘盲鳗能钻入动物尸体或猎物体内取食内部肉体；七鳃鳗为寄生性种类，用吸盘将身体吸附到其他鱼体上，用角质齿刺破鱼体取食其柔软部分和体液。所有粘盲鳗生活在海洋中，而不同种类的七鳃鳗或是海生或是淡水生。即使海生的七鳃鳗有时也生活在淡水中，幼体在河流中捕食小型无脊椎动物和鱼苗，变态后游向海洋完成发育。

软骨鱼纲

鲨鱼（图 6.4c）被认为是典型的快速游泳和贪吃的捕食者，它们捕食大型猎物，但很多鲨鱼在海中也是腐生性的。不可思议的是，该类群个体最大的种是温顺的食浮游生物

者，这些种类包括姥鲨(*Cetorhinus maximus*)和鲸鲨(*Rhincodon typhus*)，长度分别达 14 m 和 20 m。两种均具小型牙齿，用特化的鳃耙过滤水中的浮游生物。鳐和魟的身体扁平，大多数种类适应海底生活环境。它们多数捕食底栖动物(特别是甲壳类、软体动物和棘皮动物)，但有些种捕食鱼类，大型的蝠鲼(图 6.4b)为食浮游生物者。

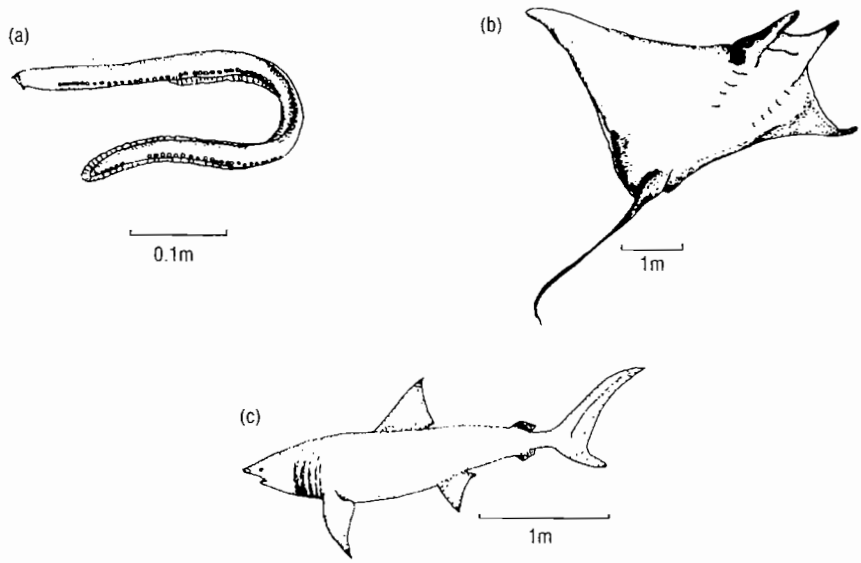


图 6.4　属于无颌纲的原始鱼类(a)和软骨鱼纲的鱼类(b 和 c)，(a)粘盲鳗；(b)蝠鲼；(c)鲨。

鲨和魟一般体内受精、生育力低、只产少量相对大型的卵。大多数的鲨鱼和所有的魟产出的是幼鱼；鳐产的卵具保护袋并粘到基质上，在几个星期或几个月内孵出幼体。

对鲨鱼肉和鳍的需求正在增加，鳍(翅)在亚洲被认为是美味佳肴。有证据表明在捕捞其他鱼种的作业中，有大量的鲨鱼被捕获。由于过度捕捞，有些地区鲨鱼的数量正急剧地下降。

问题 6.4　过度捕捞的鲨鱼种群的恢复为何很缓慢？

硬骨鱼纲

许多种的硬骨鱼类栖息在各种各样的海洋环境中，因此依照解剖学、行为学和生态学的观点，它们是一个异质的类群。

最熟知的硬骨鱼是那些被捕捞的种类(图 6.5a—f；图 6.9)，因其在经济上的重要性，有关这些种类的生物学知道的更多。根据其大小、所在位置和在不同时间食物的可获性，这些鱼类分成不同的摄食种类。一些种是严格的浮游食性者，其他种是食鱼者，或者两种食性兼而有之。大多数资源量大的鱼类位居较低的营养级，这些种类包括：鲱、沙丁鱼和鳀，它们主要摄食浮游动物，尽管成年鳀鱼也能直接取食链状的硅藻。大型鱼类像鳕、无须鳕和青鳕，在早期发育阶段可能摄食小型浮游动物，至幼年时转向大型浮游动物(如磷虾)，至成年时变为捕食鱼的鱼类。最大的远洋性硬骨鱼是食鱼的种类如金枪鱼、鲯科鱼类和马鲛鱼。某些鱼类像鳕、黑线鳕和无须鳕，既能在中层水捕食，也能在海底捕食，能捕食

鱼类或底栖的无脊椎动物。真正的底栖鱼类终生生活在海底或接近海底，一些种类(如舌鳎)只摄食底栖生物(蛤、蠕虫和甲壳类都是喜爱的食物)，另外的种类(如鲽、鲆)则捕食小型鱼类。

由于物理环境因子的变化，大洋性鱼类的饵料丰度也有变化。某些鱼类根据饵料浓度的季节变化，通过洄游而到达饵料特别丰富的摄食地。例如太平洋金枪鱼的洄游，使它们到达浮游蟹类出现季节性集群的区域。但对很多鱼类来说，饵料浓度的变化会导致生长率和存活率的显著变化，这从逐年渔获量的变化上反映出来。

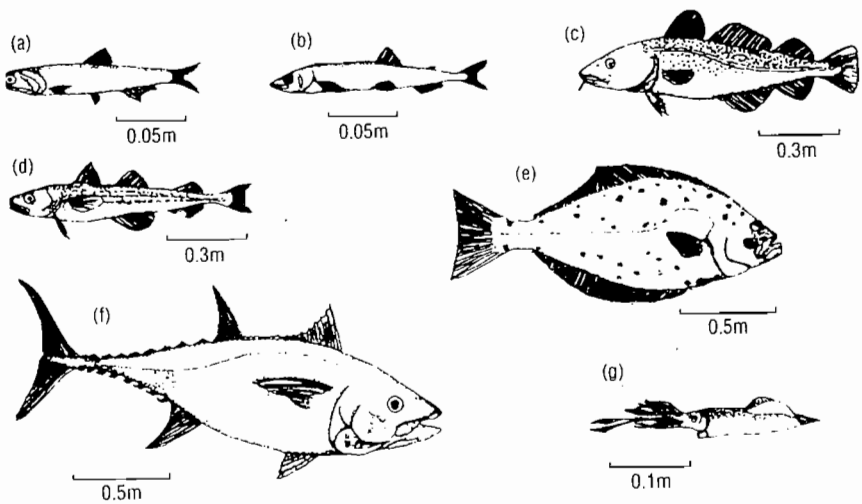


图 6.5　商业捕捞的硬骨鱼类型(a－f)和乌贼

(a)鳀；　(b)毛鳞鱼；　(c)鳕；　(d)青鳕；　(e)鲽；　(f)金枪鱼；　(g)乌贼

在特殊的底栖生境中的鱼类，如珊瑚礁，其身体特化适应于摄食珊瑚虫或在此生活的动、植物，在 8.6 节中对这些种类要进行详尽的描述。与其他大多数动物类群一样，最大的鱼类种群分布在温带海域，但热带和亚热带的种类多样性要高的多。

海洋中层鱼类和深层鱼类与表层鱼类有何不同?

生活在较深层(>300 m)鱼类的数量没有表层鱼类多，尚未进行商业性捕捞。在 1000 多种中层鱼类中，种数和个体数目最多的是有 300 多种的**巨口鱼类**(图 6.6a－c,f,g)和有 200～250 种的灯笼鱼类(又称灯笼科鱼类，参阅 6.6d,e)。生物发光在这两类鱼中甚为习见(参阅 4.4 节)，“灯笼鱼”是指由许多发光器发出的光，在不同种类的灯笼鱼中，发光器的排列方式各不相同。巨口鱼类的特征是发光器固定成排且背鳍靠后。这两类鱼的发光器中有共生的发光细菌，发出的光可作诱饵或寻找猎物，或在漆黑的深海寻找配偶。

大多数的中层鱼类身体较小，成熟的个体体长在 25～70 mm，最大的中层鱼类体长约有 2 米。许多巨口鱼类身体细长，相对呈流线型；但具方向朝上的大眼的星光鱼，因其身体侧扁且呈方形而得名(图 6.6c,g)。巨口鱼类具有典型的大颚，其上有很多尖齿，捕食浮游动物、乌贼和其他鱼类。某些种类的颚能拆成铰链状，以吞食大型猎物(图 6.7)；许多种类的消化器官可以伸缩，以容纳大型猎物(图 6.8)。最著名的巨口鱼属 *Cyclothone*

(图 6.6b)有许多种,其大型群体栖息在 200～2 000 m 的水域。浅水生活的种类具银光色或身体部分透明,深水生活的种类都是典型的黑色。灯笼鱼显示昼夜垂直迁移,一些种类游至最表层捕食浮游的甲壳类和毛颚类。该类动物构成金枪鱼、乌贼和海豚的主要食物来源。灯笼鱼个体大小在 25～250 mm 之间,许多种类的发光器的排列显示性二态现象,表明它们是通过发光模式的不同来区别雌雄。

在深海(1 000 m 以下),鱼的种类大约要少 6 倍。最高的多样性见于 100 种左右的鲛鳚鱼类,所以称此名,是因为它们有生物发光的诱器,雌鱼的诱器挂在嘴前。种群的大小在深水也减小,因为寻找潜在的配偶也变得更困难。某些鱼类(某些无脊椎动物亦如此)的繁殖及发育图型,与浅水种类有相当大的不同。在一些鲛鳚鱼中有一个极端的对策是,幼年雄鱼自由生活,后来附着到雌体上(图 6.6i,j)。雄鱼经历一次形态转换但仍保持小型身体(大约 15 cm 长),它们做为一个外寄生者,生活在比它们大得多(约 1 m 长)且自由生活的雌体上,惟一的功能是对雌体的卵受精。宽咽鳗鳗(*Eurypharynx*)(图 6.6 h)也是深海生活种类,鱼体呈暗灰色,身体细长达 1～2 m,有一个漏斗状的喉,能吞咽作为饵料的大型鱼类。

与板鳃类相比,几乎所有的硬骨鱼都是体外受精并具高的繁殖力(参看 4.3 节)。有些种将卵粘附在基底上,大多数鱼排出大量的浮游性的小型卵,孵化的幼虫构成季节浮游生物的一部分。硬骨鱼为典型的多次产卵的鱼类,整个生活史中生长是连续的。这些特征使它们面对商业性捕捞的压力,不像软骨鱼类的鲨和魟那样脆弱。

6.6.1 鱼类的洄游

大多数海洋上层鱼类的游泳能力足以克服海流的阻力,从一个海域洄游到另一个海域,以便按照食物的可获性或繁殖地及有关的物理环境参数,选择它们的最佳生存条件。许多种类要经历几百千米至几千千米的索饵场和产卵场(看图 6.14)之间的大洋性洄游,另一些鱼类则要经历海洋与淡水之间的洄游。

溯河性洄游的鱼类如鲑、鲟、胡瓜鱼和海七鳃鳗等在淡水中产卵,尔后幼体洄游至海洋,在那里度过成体阶段。在海水中生活时间的长短因种而异,但成体最终要返回其特定的淡水水域去繁殖并产卵。某些种类像太平洋鲑,在交配后即死去;但另外的种像大西洋鲑,交配后并不死亡,可能会多次回到其繁育场。

降河性洄游的鱼类在海中繁殖,而在淡水中度过其成体的大部分时间。距离最长的降河性洄游是美洲鳗鳗(*Anguilla rostrata*)和欧洲鳗鳗(*A. anguilla*)。成体从欧洲和北美洲东部河流洄游至马尾藻海繁殖地,它们在深水处产下很多小型浮游性的卵,然后死去。幼虫在到达美洲和欧洲沿岸时,要分别在海水中生活 1 年或 2 年,然后变态成为幼鳗鳗而进入河口和淡水河中。它们在淡水中生活 8～12 年,直至性成熟再返回大海。

6.7 渔业和渔业海洋学

海洋渔业是一个有几十亿美元的产业,提供大约人类所需动物蛋白的 20%,并为家禽和牲畜提供动物性饲料,鱼油用于涂料和药品、宠物饵料及一些食品添加剂。由于人类人口的持续增加,对优质蛋白质及其他海洋资源的需求也不断增加,人们已开始关注目前

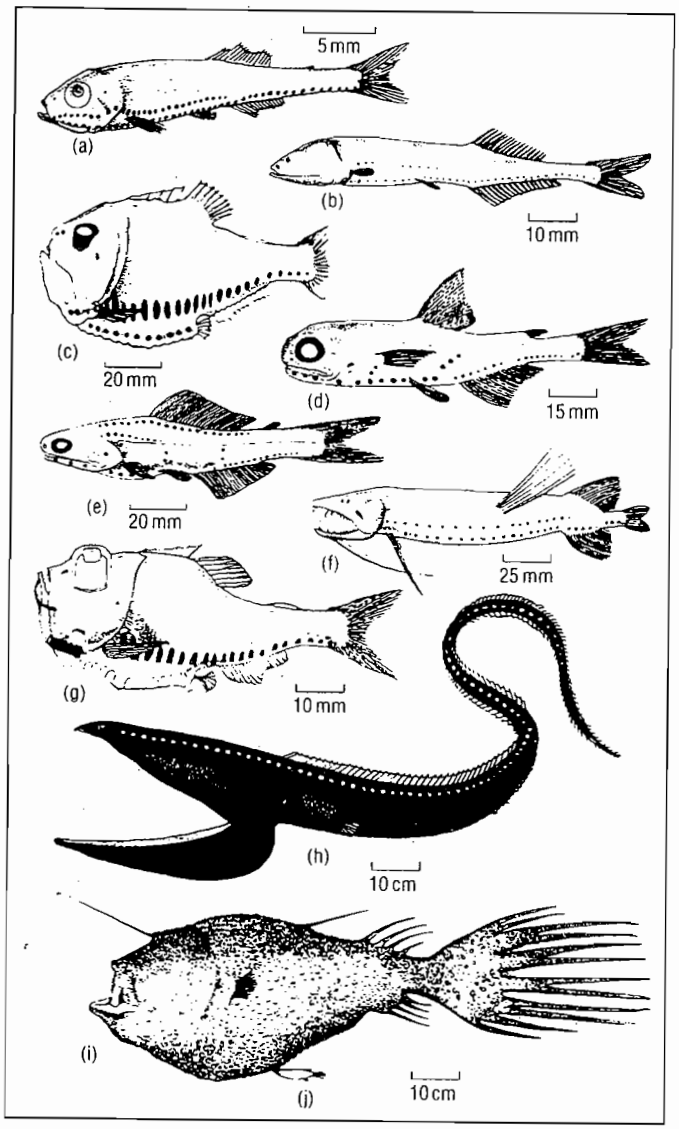


图 6.6　中层(a－g)和深层(h－j)鱼类。(a)一种巨口鱼 *Vinciguerra attenuata*，(b)另一种巨口鱼 *Cyclothone microdon*，(c)胸斧鱼 *Argyropelecus gigas*，(d)灯笼鱼 *Myctophum punctatum*，(e)灯笼鱼 *Lampanyctus elongatus*，(f)宽咽鳗 *Bathophilus longipinnis*，(g)灯笼鱼 *Argyropelecus affinis*，(h)宽咽鳗 *Eurypharynx pelecanoides*，(i)雌 *Ceratias holboelli* 和吸附的雌体(j)深海鲛鳚鱼

商业捕捞种类的现存量，以及增加或至少维持现存量的可行性上。显然，渔业管理在维持渔获量和保护现存量方面并不总是成功的；并且我们所掌握的现有许多种类的生物学及生态学知识，尚不足以建立对渔获量的可靠估计。海洋科学的一个分支：**渔业海洋学**，将涉及这些问题。

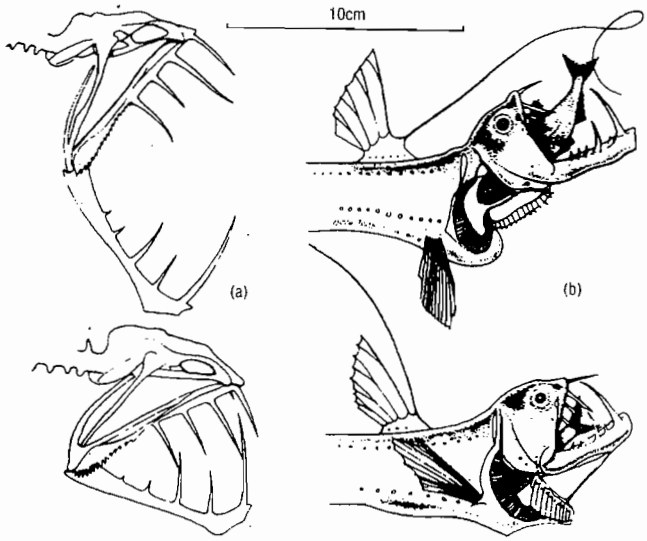


图 6.7　巨口鱼 *Chauliodus sloani*，深海鲛鱼的吞咽机制
(a)鱼口在开闭时的头盖骨和大颚骨的位置；　(b)鱼在吞咽食物时的姿态

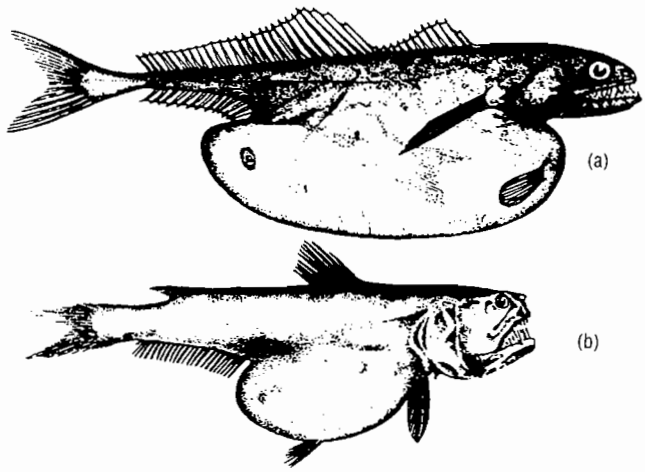


图 6.8　深海鱼的摄食能力
(a)*Chiasmodon niger* 在该鱼胃中的弯曲的鱼要比该鱼体长；
(b)*Evermannella atrata* 吞食了一条长达 150 mm 的乌贼

6.7.1　世界渔获量和渔业管理

从进化的角度，海洋中演化最成功的大型海洋动物当是具有渔捞价值的数量极其丰富的鱼类。它们包括如下种类像鲱、鳀、沙丁鱼、鳕、鲭和绿鳕，其中一些已在图 6.5 和图 6.9 中做了说明。这些鱼类，还有其他一些名列世界渔获量前 10 种的鱼(表 6.2)。表 6.3

列出了世界上主要的渔业国家。据报告整个世界海洋渔获量从 1989 年的 8.6×10^7t 下降到 1993 年的 8.4×10^7t。至少每年还有 2.7×10^7t 的副渔获物——无意捕捉到的无商业价值的鱼种——被倒回海中，多数是死鱼或已奄奄一息。全球海洋渔获量最大一部分(64%)来自太平洋，28%来自大西洋，8%来自印度洋。人类直接消费世界总渔获量的 70%(活重单位)；其余 30%用作家禽或牲畜饲料，这些主要来自小型鱼种像鳀、青鱼和沙丁鱼。

问题 6.5　在表 6.3 中你如何解释世界上的两个较小国家，智利和秘鲁都有很高的渔获量？(如需要，参阅 3.5 节)。

表 6.2　构成世界渔获量的主要海洋鱼种(FAO 统计，1993)

种	1993 渔获量($\times10^6$ 吨)
秘鲁鳀(*Engraulis ringens*)	8.3
阿拉斯加绿鳕(*Theragra chalcogramma*)	4.6
智利茄克竹荚鱼(*Trachurus murphyi*)	3.4
*鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)	1.9
日本沙丁鱼(*Sardinops melanostictus*)	1.8
毛鳞鱼(*Mallotus villosus*)	1.7
南美沙丁鱼(*Sardinops sagax*)	1.6
大西洋鲱鱼(*Clupea harengus*)	1.6
一种金枪鱼(*Katsuwonus pelamis*)	1.5
*草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)	1.5

* 淡水及养殖鱼类

表 6.3　世界主要渔业国家及 1993 年 FAO 渔获量统计(包括养殖)

国　家	1993 年渔获量($\times10^6$ 吨)
中国	*17.6
秘鲁	8.5
日本	8.1
智利	6.0
美国	5.9
俄罗斯独联体	4.5
印度	4.3
印度尼西亚	3.6
泰国	3.3
韩国	2.6
挪威	2.6
菲律宾	2.3

* 中国渔获量的近 50%来自水产养殖

世界渔业的管理非常复杂，因为它不仅涉及许多种类的生物学和生态学知识，而且也有经济上的考虑、国家之间的竞争、工会及公共市场策略等。阐述渔业中的经济和政治问题，超出本书的范围，但它与海洋学上的问题有密切的关系，因为它能为鱼种资源的比较及鱼类种群的变动提供解释（例如在图 6.9 和图 6.10 中所示）。

在 1.4 节中，已对渔业科学的历史做过简要的回顾。早期对鱼类现有量的种群动态的研究，导致了一般被称为**资源量/补充量理论**的发展。“资源量”是指成鱼的种群数量，“补充量”是指进入成鱼种群的幼鱼数量。这些渔业理论都基于这样一个中心前题：鱼类种群的生殖、存活和生产力主要不依赖于鱼类物理环境的变化，或在所研究群落内生物组份（如相互作用）的变化。提出的基本论点是：新的鱼类资源量的补充，是产卵量及以后幼体存活量的函数。因为总产卵量是成年鱼种群大小的函数，存活率被认为是常数，由此认为成鱼资源量的大小，可通过调节船只数目、网具大小及可容许捕捞量等操纵渔业压力，而得到调控。这个基本的假定，以及以后的变换，成为近 100 年来渔业管理的基础。

若能对下一年或二年内进入渔业的幼鱼数量做出可靠的估计时，那么现存量/补充量方法就具有一定的价值。然而总的来说，渔业科学家一直未能成功地管理鱼类的现存量，或做出长期的预测。现已清楚鱼类的资源受多种因子的制约，人们正在收集大量野外数据用于回答有关鱼类生态的基本问题。浮游生物生态学可提供一些答案，因为大多数鱼卵和幼体是季节性浮游生物，许多成鱼以浮游生物为食。物理环境的变化也能强烈地影响鱼类的种群。渔业海洋学关心的是寻求鱼类种群自然调节的知识，并将这些知识用于渔业管理。

6.7.2 鱼类资源的数量波动

某些鱼种资源的变化与长周期的海洋气候变化有关（参看 4.8 节）。图 6.9 给出一个一般被称为鲁塞尔周期的状况转移，它发生于英吉利海峡的西部。约自 1930 年水温上升、营养盐浓度下降，随之鲱鱼的资源开始下降。同时沙丁鱼的数量开始增加，在 40 年代和 50 年代种群数量达到高峰，而此时的鲱鱼数量则很少。在水温变冷和营养盐浓度增加的 60 年代，沙丁鱼从该海域消失，鲭鱼成为占优势的中上层鱼类。在同一段时间内，毛颚动物的优势种组成有变化，从冷水期的秀丽箭虫（*Sagitta elegans*）转变为暖水期的毛状箭虫（*S. setosa*）。一般认为这是气候变化而引起的一种自然循环，鱼类种类组成的变化不依赖于渔业活动。

图 6.10 绘制了秘鲁鳀鱼的捕捞历史，作为一个渔业管理的例子而来考虑自然环境的变化。秘鲁沿海通常因其沿岸上升流而使水质肥沃，并导致很高的生产力（参阅 3.5.2 节）和短的食物链（图 5.3）。直到 1970 年，大量的食浮游生物的鳀鱼产量很高，它是几百万只海鸟（结巴鸟、灰鹈鹕、鲣鸟和鸬鹚等为优势种）主要的食物，这些鸟统称为**粪鸟**（*guano*），西班牙名字指鸟的排粪。来自海鸟的粪便随时间而堆积在筑巢的岛屿上，厚度达 50m。因鸟粪富含硝酸盐和磷酸盐，故作为肥料被收集并出售。

秘鲁鳀鱼业发展于 50 年代后期，并曾是一个渔业管理的模式。据预测，根据群体的大小，每年可以捕捞 900×10^4～$1\ 000\times10^4$t 的鳀鱼而不致使其资源下降。图 6.10 显示年捕捞量从 1958 年的不足 100×10^4t 增加到 1970 年的 $1\ 300\times10^4$t，构成那时单一鱼种的最大捕捞渔业。然而从 1970 年起鳀鱼业开始崩溃，20 年后，年渔获量恢复到约 800×10^4t（看

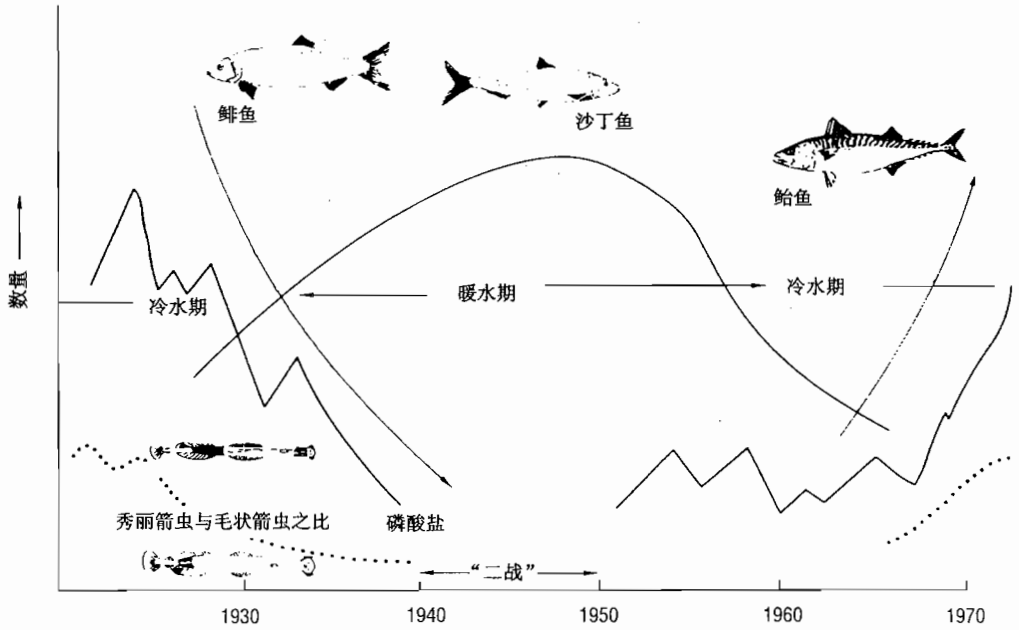


图 6.9　英吉利海峡西部的鲁塞尔循环：鲱鱼(*Clupea harengus*)、沙丁鱼(*Sardina pilchardus*)和鲭鱼(*Scomber scombrus*)资源的长周期变化以及相关的海洋气候、营养盐浓度和毛颚动物秀丽箭虫(*Sagitta elegans*)与毛状箭虫(*Sagitta setosa*)的数量比例的变化(任意单位)

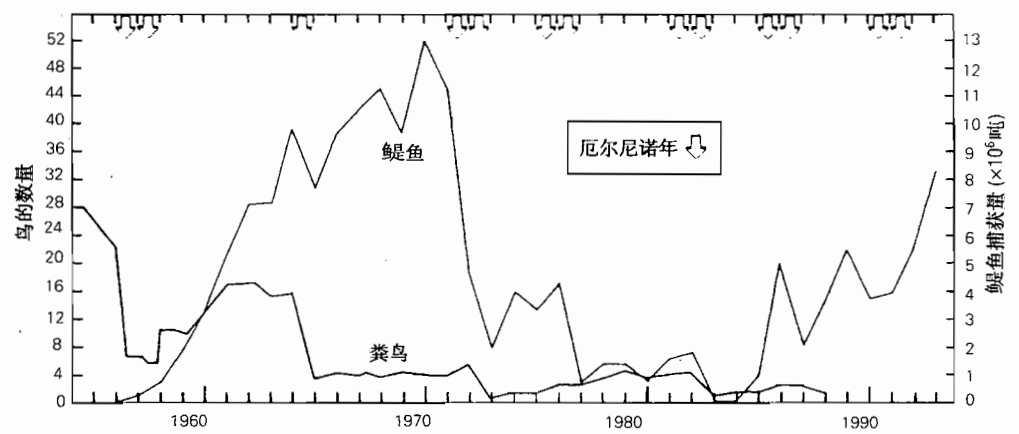


图 6.10　粪鸟种群和南美西海岸秘鲁鳀鱼(*Engraulis ringens*)捕捞量的变化，箭头指示厄尔尼诺年以及这些气候变化的强度。鳀鱼的数量代表来自秘鲁、智利和厄瓜多尔的总渔获量。

表 6.2)。当时不能完全理解的一个因子是，60 年代和 70 年代该项渔业资源曾受到厄尔尼诺事件的影响。

厄尔尼诺(El Niño)是指在秘鲁沿岸由暖而贫营养盐的表层流代替冷的沿岸上升流。

这种现象已被证实约有 50 年，在那之前也有几百年的记载。厄尔尼诺事件发生于 1957～1958，1965 和 1972～1973 年(图 6.10)，每次发生都伴随捕食鳀鱼的粪鸟种群的下降。随着暖而贫营养盐的表层水的侵入，鳀鱼洄游至该水域的较深处——水太深以至潜水鸟无法捕捉到它们，致使许多鸟类饥饿。1957 年，在厄尔尼诺期间，多至 2 000 万只的海鸟死亡，但继自然的厄尔尼诺事件之后，鸟类种群的恢复通常相对较快。但在厄尔尼诺事件期间，渔业依然进行，尽管事实上鳀鱼已脱离它曾栖息的表层自然环境。由于人们对厄尔尼诺对鳀鱼的效应缺乏了解，加之基于资源/补充量理论计算所得最大持续捕捞量的过高估计，最终导致渔业资源的衰竭。鸟类种群下降至大约原来数量的 1/10，尽管目前渔业捕捞数量有所增加，但海鸟尚未恢复到大约 300 万只的水平。

鲁塞尔周期和秘鲁鳀鱼渔业的例子已经证明，环境变化不仅显著地影响鱼类的产量，且能影响某一海域鱼种的类型。当过捕与同时可导致资源下降的自然环境变化相结合时，后果可能是严重的，资源的恢复可能需要几十年，现已清楚，渔业理论中不能排除环境的作用，海洋学资料可为新的渔业管理理论提供有用的和必需的信息。由于海洋渔业资源占据着海洋中十分广阔的空间，目前已将卫星遥感应用于渔业资源的调查研究，探讨引起渔业资源分布、资源量及可利用性的自然波动与海洋条件变异的相关机制。

6.7.3 鱼类的补充调节和生长

多数真骨鱼类繁殖力极盛，一条雌鱼每年通常产 10^3～10^6 个卵，后代死亡率的极小变化(如从 99.90%～99.95%，见问题 6.11)就可能引起成鱼种群几倍的巨大变化。因此重要的是渔业管理理论中应包含对生态因子的了解，因为这些因子控制着补充成鱼群体的幼体和幼鱼的存活率和补充。决定鱼类生长率的因子同样也是重要的，因为它们决定鱼体的大小并部分地控制幼鱼的存活率。

已提出许多假说来解释由于幼鱼补充和生长的差异，而导致的成鱼资源量的波动，它们之间并不相互排斥，这些假说例举如下：

1. **饥饿假说**。如果海中没有充足的浮游性食物，幼鱼的死亡率将增加，而且很少能活到成体阶段。

2. **捕食假说**。捕食者包括大型的鱼类和某些肉食性的浮游动物，能摄食大量的仔鱼和幼鱼，强烈的捕食会导致仅有少数幼鱼存活并成长至成体鱼。

3. **平流假说**。物理海洋过程将幼鱼从索饵场输送到不适宜的环境，在那里它们将不能生存。

4. **生长假说**。渔获时鱼类达到的最大个体大小，乘以捕捞的鱼个体数量，给出渔业生物量渔获量。按照允许吨位数，同时也使用鱼体大小和数量来确定渔业限额。数量由存活率确定(见以上的 1～3 假说)，大小由生长确定。生长假说基于以下的假定：鱼类生长既受制于生物的因素(例如食物)，又受限于非生物因子(例如温度)。

为了解这些假说如何与现代生物海洋学知识相结合，以下讨论鱼类补充和生长的几种机制。

真骨鱼类的产卵数量十分巨大，这一倾向与同样大小的陆生动物的生殖模式不太相同。例如，一条雌鳕鱼每年能产卵 100 多万粒，显然，只需这些卵中的很少一部分来取代成体的群体。如图 6.11 所示，卵和仔鱼的死亡率极高，这可能是由于捕食、平流或只是由于

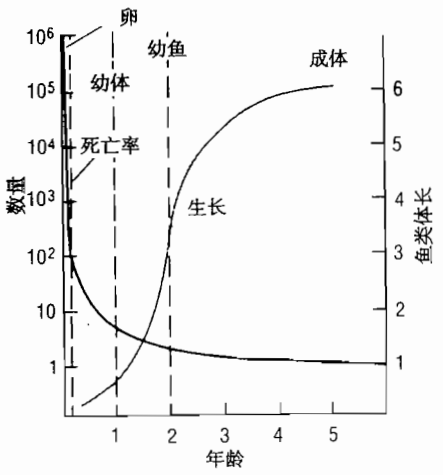


图 6.11　一种真骨鱼在从卵到成体的生命周期中的理论的死亡率和个体生长曲线。年龄和长度单位任意，生命阶段的时间间隔（虚线表示）是可变的。

饥饿。

1. 饥饿能调节幼鱼存活的假说，是考虑到所谓的鱼类生命周期中的“临界相”。这个时期开始于刚刚孵化之后，其时幼鱼借助卵黄囊中剩余的卵黄维持生存。为了生存，在卵黄耗尽之前，仔鱼必须开始吃足够的浮游性的食物。这就是说，仔鱼孵化之际，必须有足够浓度的浮游性饵料。相对于食物的供给，仔鱼孵化太早或太晚，均不能存活（图 6.12）。

2. 捕食假说假定，较大型生物体有较少的捕食者，同时也能较好地躲避捕食。因此如果仔鱼和幼鱼能生长的足够快，则死亡率会下降，会有更多的鱼存活下来，这在图 6.13 中有所阐述。同时也表明生长率部分地依赖于浮游性食物的供给，虽然食物浓度在这里不像图 6.12 中那样对临界相起限制作用。

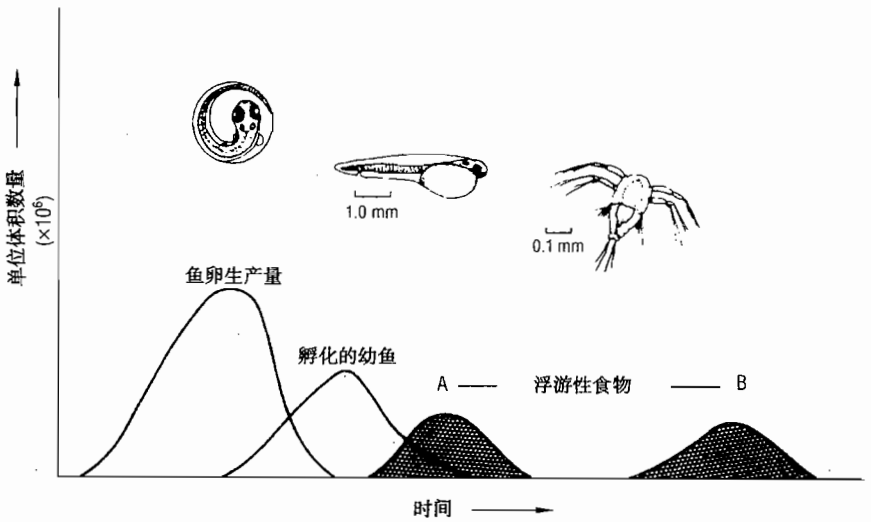


图 6.12　幼鱼存活的关键阶段，需要浮游性的食物（经常是桡足类的无节幼虫）在孵化时出现在水中（例如在时间 A）。如果食物出现的晚（例如时间 B），来自一特定生殖期的所有鱼类幼虫将死于饥饿（任意单位）。

问题 6.6　(a)参照图 6.13b，理论上由于捕食而导致 100%的死亡率，此时对幼鱼来说还有生长速率吗？(b)你能预料在自然界由于捕食而导致的 100%的死亡率吗？

3. 依据不同类型的鱼种，平流假说有许多不同的解释。例如鲽倾向于在特定的适宜的索饵场产卵，那里有海流可将幼体携带和搬运。图 6.14 描绘一鲽种群在北海南部产卵的情况。然而有些年份，强风暴活动会破坏携带仔鱼至索饵场的海流系统，因此鲽仔鱼可能被携带至不适宜它们生存的海域。

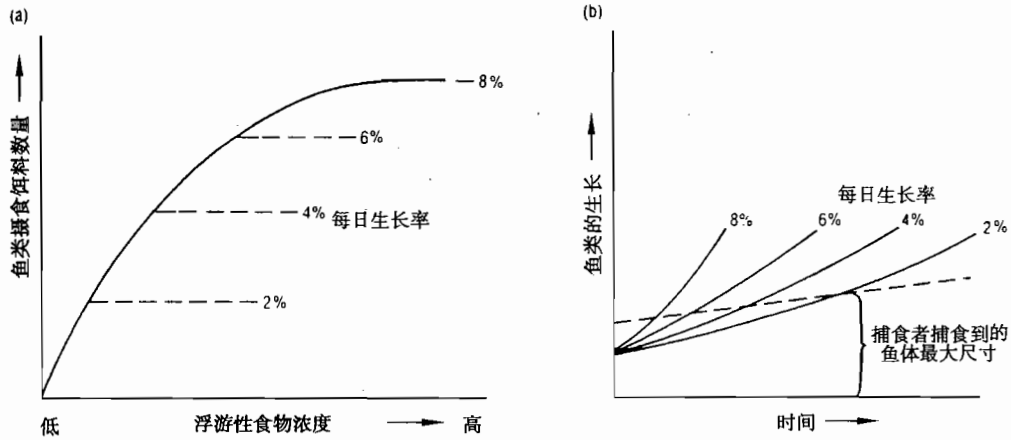


图 6.13 (a) 一种假设的关系表明，由于浮游性食物(通常是桡足类)浓度的不同，而产生的幼鱼生长速率(2%～8%每天)的差异。(b)来自(a)的生长速率随时间与捕食者捕食到的鱼体最大尺寸一起改变。注意，当捕食者自身生长时，这一大小随时间也稍有增加。生长慢的幼鱼(如每天 2%)面对捕食的时间较长，因此相对于快速生长的鱼类(如每天 8%)其存活率要低。

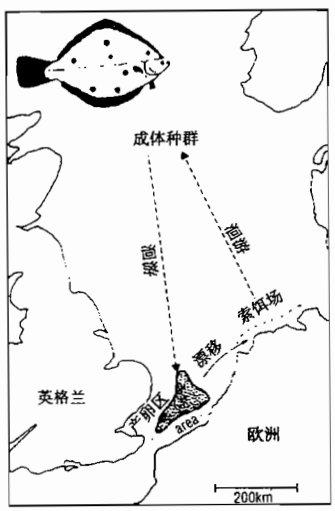


图 6.14 欧鲽(*Pleuronectes Platessa*)及幼鱼在北海的漂浮和迁移。幼虫孵化于产卵场，然后向东北漂至富有食物的索饵场；它们在索饵场停留一年的时间，长度从 1.5cm 长至 20cm，然后向西北方向洄游。

4. 生长假说源于图 6.11 所示的生长曲线，生长取决于许多影响生长速率和成熟个体大小的参数。一般地，生长速率与温度成正比，但成熟个体的大小却与温度成反比。因此，受物理海洋气候控制的温度的增高，具有双重的效应，产生更多快速生长的鱼但在成熟时个体较小。另外，鱼的生长效率(k_1 或 k_2，见方程式 5.10 和 5.11)因摄食饵料类型不同而有变化。蛋白质含量高的饵料(如桡足类)要比含水量高而蛋白质含量低的饵料(如栉水母)生长更快。生长也受与特定类型饵料有关的代谢消耗的影响，例如需要追逐猎物的捕食者，要比滤食食物的滤食者具有更高的代谢消耗。因此，当饵料类型发生变化时(由于生态系统的变化)，鱼的生长效率也会改变，这将影响生长曲线(图 6.11)。

总之，以上讨论的四种假说都有一些实验根据。然而，目前没有一种假说，可成为决定鱼类资源波动的惟一机制，并且很可能可操作的机制不只是一种。另外一些因子如鱼病，在调节幼鱼补充至成鱼群体时，有时可能是很重要的。为了改善渔业管理，应通过实验、野外观测和生态系统计算机模型，对这些机制做进一步的研究。

问题 6.7 图 6.11 是否指出，为增加鱼类渔获量，是让数量大的小型鱼存活，抑或是

让数量少的大型鱼存活？影响这个结果的其他因子是什么？

6.7.4 捕鱼和拟真时的海洋学数据的使用

前一部分集中论述了有关产生鱼类资源量的季节变化和长期变化的机制。渔民们面对的另一问题是，何处可找到鱼类的主要集群地。一般来说，在寻找鱼群方面渔民是很成功的，并且由于机械化捕捞的巨额投资，一些资源已严重衰退。但是从一艘渔船能经济地作业的时间尺度上准确地预报鱼群位置仍是一个难题。

某些类型的海洋学数据，如表层水温和温跃层的深度，能极大地协助渔民迅速地确定鱼群的位置，减少在海上停留的花费。但是在接近捕捞的这段时间内收集这些资料才能奏效。这种类型的信息被称为“拟真时数据”：数据收集的时间非常接近于需要这些数据的那一时刻。

当鱼类集群时，它们就变成渔民容易捕捞的目标。鱼类摄食、繁殖和洄游时，会聚集成群。摄食的鱼群经常出现在生产力极高的水域，如可能出现在一个特殊的浅滩（如 3.5.4 节定义的陆架坡折锋面），或在两个水团之间的界面（如行星锋区，3.5.3 节）。生殖可能发生在其他的地点，与摄食和产卵场之间的洄游同时进行。

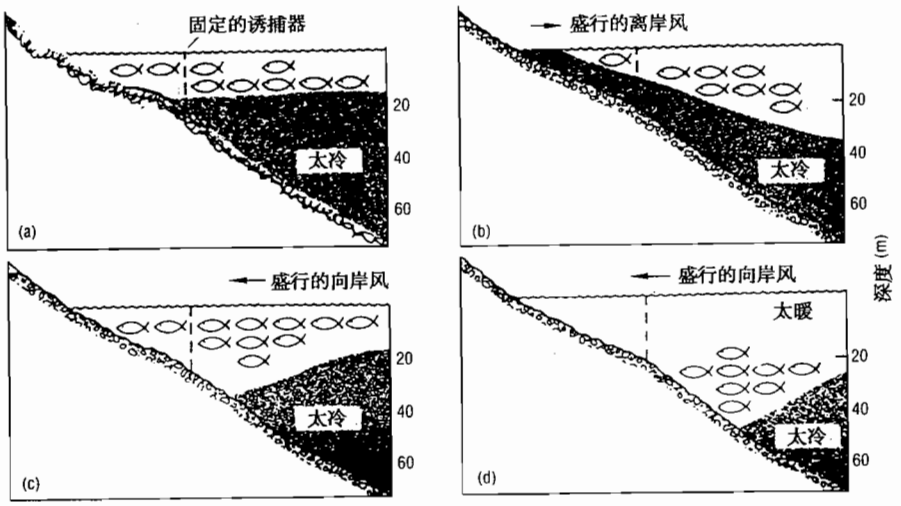


图 6.15 这里图示的定置网渔业（以及其他近岸渔业）受到当地水温条件的剧烈影响，水温条件又决定于盛行风和气温状况。(a)显示某区域 6 月的位置，该区有迟到的春季寒冷，并有轻微变化的盛行风，暖和的表层水可以达到 18 m 的水深，而使鳕鱼靠近岸边浅的诱捕器深度。(b)盛行的离岸风将合适的水层吹离沿岸，来到表层的冷水极大地限制着诱捕器成功作业的范围。(c)该季节早期的向岸的盛行风具相反的作用，将合适的水层推至岸边，为定置网捕捞扩大了潜力。最后在(d)显示季节晚到的情况，延长的温暖气候和向岸风混合产生了一个近岸水层，该水对鳕鱼来讲太暖而使鳕鱼停留在定置网以外的较深处。

在渔业管理中特殊类型鱼群的位置确定，是调节渔业的一个重要的因子。例如在北太平洋，鲑鱼一般位于低于 14 ℃的亚北极水域，而乌贼和金枪鱼渔业则在大于 14 ℃的亚热带水域。这两个水团之间的边界不是一条固定的线，在地理学上往往有几百千米的变化，

这取决于物理海洋学的状况。对外海渔业而言，有关这条锋区位置的拟真时的海洋学信息是重要的。对外海的乌贼渔业尤其是这样，按国际协议，不允许偏离航线而进入可能是无意中会捕到鲑鱼的海域。海洋表层温度可通过卫星监测，通过也能监测捕捞船位置的陆地站，将14℃边界线的位置传播给日本的乌贼捕捞船。

对近岸深度固定的渔业，用拟真时海洋学数据来预测鱼群的位置也是非常重要的。图6.15说明相对于一个常年保持固定深度的定置网（定置网渔业），鳕鱼群体的位置（这个图示是一个很好的例子，因为每年捕捞努力的定位都是固定的；然而，它也可用于深度固定的网捕作业）。诱捕器是一个安装在由表层到海底的大网，它能诱导游泳的鱼进入中央区域而无法逃脱。水温的各种物理变化，会导致鳕鱼相对于诱捕器的位置而出现在不同深度和区域。在某些情形下（图6.15中的b，d状况）诱捕器的位置很难捕到鱼。在这种情形下，渔民会利用不同类型的捕捞方法，用船拖网，或者在状态d的情形下，如果可能的话将诱捕器重新安放在较深的位置。靠近诱捕器的水团温热结构和运动的拟真时资料的应用，能为这种捕捞业提供极大的帮助，并且这些信息应成为渔业管理的必要组成部分。

像以前提到的，鱼类在繁殖期间也集群，鲱鱼在北海某些浅滩的集群，是一个与产卵有关的众所周知的现象。不幸地是，恰好当它们就要形成一个新的集群时，同时也提供了它们易被捕捞的时间和地点。显然在这种情况下会发生意见分岐，是在最经济的时刻实施捕捞，还是等待生物学上的危害较小时再捕捞更好。

局部的海洋学状况也能极大地影响鱼类的洄游路线，进而又影响渔业。图6.16给出一个来自北美的例子，它描绘了加拿大西岸弗雷泽河红鳟鲑的洄游路线。在1955～1977年，大多数的鱼通过胡安·德·富卡海峡回到弗雷泽河，在海峡那里，加拿大渔民和美国渔民都在等待着它们。但在1978～1983，多至80%的鱼从温哥华岛北部路线返回，在那里只有加拿大渔民可以捕到。这给两个相邻国家渔业的变化带来很大的影响。利用沿岸水的温度和盐度（后者指明了来自河水的淡水流入量）建立的计算机模型，可用来预测如插图内指明的1978～1983年的转向。

6.8 海水养殖

管理渔业资源和增加产量的一种方法是，通过尝试控制若干环境变量，在池塘或围堤区中养殖海洋种类。因为这些系统是将养殖种类实行集中精养而且位于岸边，具有容易操作和收获的优点。海洋种类的养殖叫做**海水养殖**（mariculture），可以把它看成是海洋农业，因为通过人工养殖而使产量增加的原理和问题与农业是相似的。由于人类人口的膨胀和对更多蛋白质的需求，还由于外海渔业已达到野生资源可利用的极限，人们对海水养殖的兴趣正持续增加。

养殖的种类有许多水层和底栖种类，包括一些海藻、甲壳类（对虾）、软体动物（贻贝、牡蛎、扇贝、蛤和鲍）和鱼类（例如鲑、鲻、鲷、大菱鲆和鳗鲡）。大多数养殖种类用于满足人类的食品，但某些种类用于其他的消费需要，例如珍珠、食品添加剂（如取自海藻的藻酸盐）和用于饲养动物的饵料。

一种最简单的海水养殖方法是将野生种群（如鱼、牡蛎）移植到自然条件优越并能提

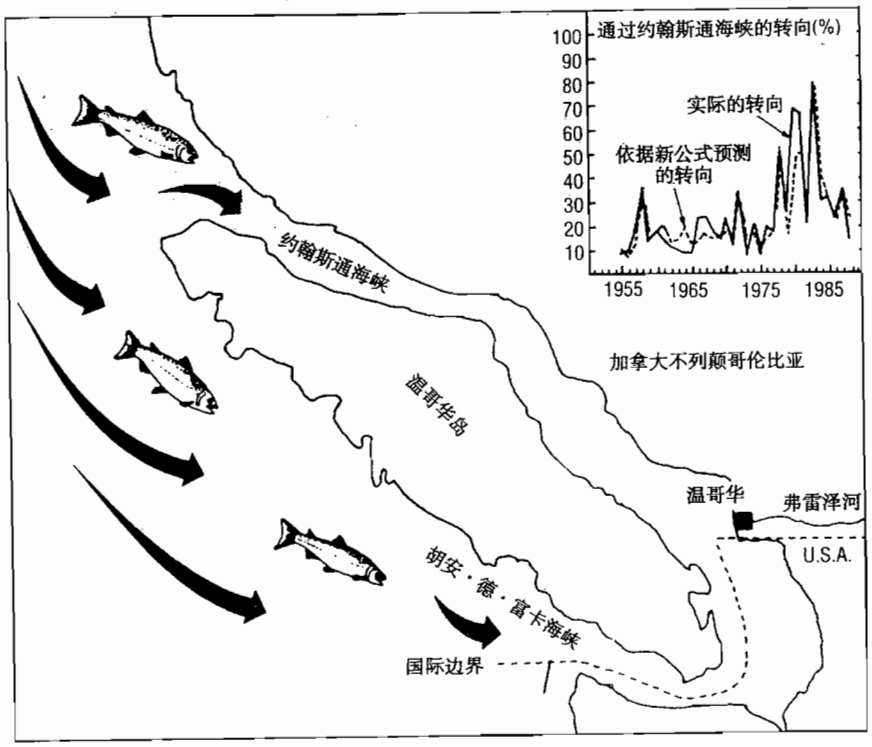


图 6.16　红鳟鲑回到弗雷泽河(加拿大不列颠哥伦比亚)产卵的洄游路线。插图表示从 1955 年到 1988 年(实心)返回弗雷泽河的过程中,通过约翰斯通海峡转移的百分比。从 1955 年到 1977 年,大多数的鱼从胡安·德·富卡海峡返回河中;从 1978 年到 1983 年,大多数的鲑鱼从约翰斯通海峡返回。插图中的虚线表示,依据模拟淡水水流和水温变化的计算机模型而预报的经过约翰斯通海峡的转移。

高产量的新区域内。成功移植的例子包括将一种太平洋鲑引入美国的密西根湖、新西兰和智利。另一项非常简单的技术是将野生种群圈养在池塘中,不投饵直至收获,新加坡的养虾及不同地区的养鱼(如鲻鱼)是采用这种方法。精养需要一系列操作:诸如,投饵和施肥,控制物理环境并消除敌害和防病。

最经济的养殖种类是那些位居较低营养级、摄食现有的天然饵料、在高密度条件下能高产的种类。例如,贻贝滤食浮游生物并可在许多沿岸海域进行常规养殖。在自然情况下,贻贝附着在硬的基质上面,它们的数量经常受控于空间的可利用性以及海星和钻孔蜗牛的捕食程度。养殖时由筏子向下悬挂绳索,为贻贝提供附着基,因此增加了可利用的空间并排除了底栖的捕食者,贻贝滤食周围水中的浮游生物。如此精养每年每公顷能生产 600t 的贻贝,其中的 50%是可供食用的鲜肉。

养殖位居高营养级的动物需要人工饲料,或者是培养,或者是采捕的饵料,由于个体较大和运动性,它们占据更多的空间。但是相对较高的养殖费用,可通过较高的市场价值来补偿。例如鲑可以在围隔区中生长(图 6.17),投喂合成饲料(好处是已知其化学组成成

分),或投喂采自海中经过加工的磷虾(见 6.1 节)。这种养殖的高投入,被鲑鱼的高市场价格所赚回。

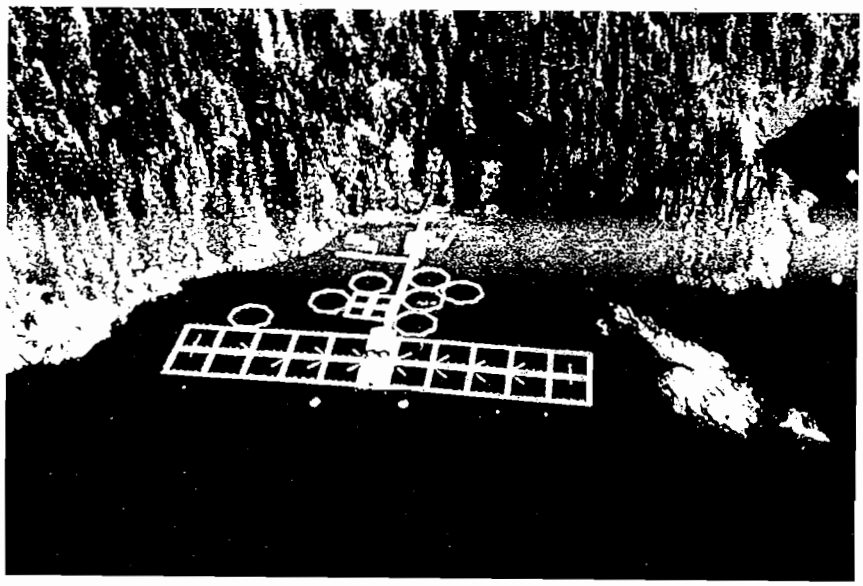


图 6.17　空中俯视加拿大不列颠哥伦比亚鲑鱼场。鲑鱼围栏位于具保护性的小海湾中,使围栏免于风暴的破坏。

实施鲑鱼增殖的另一种方法是在孵卵场培育鲑卵,然后把幼鲑放流到海中,这就是人们所熟悉知的**海洋放牧**(Ocean ranching),类同于将饲养的家禽放入牧场上。根据不同的种类,放流的幼鲑要在外海中生活 2～5 年的时间,然后返回到孵卵场所在的同一条河中。海洋放牧比圈养花费少,但成鱼的返回率要依据其在海中的存活情况。

以上列举的例子都只是利用一个养殖种,这种类型的系统称为**单种养殖**(monoculture),它代表着一个自然群落的极端简化。为了增加效益,一些系统试图在同一围隔中放养多种生物,这称为**多种养殖**(polyculture)。在一个单种养殖系统中,未被摄食的食物和粪便沉降到围隔底,在这里或者被自然水流冲走,或者被清理干净以防过量细菌生长和导致水缺氧。一个多种养殖系统引入摄食这些碎屑的种类,同时这些种类也具有采捕价值。草食性鱼类(例如鲤鱼、鲻鱼等)通常与对虾一起混养在池塘中,对虾摄食碎屑、鱼肉和丝状藻。也可将食浮游动物的鱼与那些吃底栖植物的种类混养。目前淡水系统的多种养殖已很成熟,可以预料会出现更多的海水养殖系统。

海水养殖领先的国家是那些人口众多和对蛋白质需要量大的国家。鱼(鲤鱼)养殖开始于约 4 000 年前的中国,中国在海水和淡水养殖产量上居世界首位。第二位领先的国家是日本,它已研制了一些最先进的海水养殖设备和技术。在北美只有约 2%的渔业产品是来自养殖,这个数字包括淡水和海水的种类。欧洲的西班牙是贻贝养殖的领先国。就全球来讲,每年海洋种类的养殖产量约有 5×10^6t。

问题 6.8　*养殖的海洋种类在整个海洋捕捞渔获量中所占的百分比是多少?*

毫无疑问,全球的海水养殖将持续扩大,以适应人类对蛋白质消费需求量的不断增

加；其次，向人类提供名贵食品如鲑和龙虾以及其他生活品。然而，海水养殖的迅猛发展带来了一些值得注意的问题。一些问题是技术上的，如选择合适的地方和控制疾病；一些限制是经济上的，饲料、肥料和劳力的巨额支出与市场价格的平衡。一个非常严重的遍及全球沿岸水域的污染问题正日益突出。海水养殖依赖于沿岸区域，不管是在自然环境中围拦养殖的种类，或是依赖从邻近水域抽取海水的陆基设施。海洋动物的卵和幼年阶段对污染物特别敏感，成体能从污染的水中累积化学和生物物质，这对人类构成了威胁。例如有壳的水生动物，从被污水污染的水中过滤霍乱菌，食用感染的动物就会传播和诱发这种疾病。

6.9 第六章总结

1. 游泳生物包括较大型的水层生活的海洋动物，这些动物的游泳能力很强，以致使它们的游动不受海流的阻挡。较大型的甲壳类（一些磷虾、虾类和游泳蟹类）、乌贼、海蛇、海龟和海洋哺乳类以及数量最大的成体鱼类都属于这个范围。海鸟也被考虑在内，因为它们依赖海洋摄食，可能对漂浮生物和上层浮游生物群落具有相当重要的影响。

2. 很少几种商业捕捞的甲壳类是水层生活的，但是某些个体较大非常丰富的磷虾，目前正在南大洋和日本外海进行捕捞。极度丰富的南极磷虾（*Euphausia superba*）使它成为一个有吸引力的渔业目标，尽管经济上花费很高，但很可能对磷虾的捕捞会增加。

3. 乌贼构成了另一个丰富的可捕的无脊椎动物类群。为实施有效的渔业管理保护这些动物，需要更多地了解它们的生物学和资源量。已经证明，流网捕捞乌贼是决不可取的，因为这种方法会无意地捕杀大量的海鸟、鱼、海龟和海洋哺乳类。已研制出更具选择性只捕乌贼的技术，尽管它增加了捕捞成本。

4. 8 种海龟、1 种蜥蜴和大约 60 种海蛇是仅有的海洋爬行类。由于对成体和卵的捕猎，海龟已成为濒危种。

5. 海洋哺乳动物大约有 110 种。最大的是须鲸，它们用鲸须板滤食浮游动物或鱼（灰鲸捕食底栖的无脊椎动物）。齿鲸（包括海豚和小型齿鲸）是海洋中的捕食者。这两类鲸目动物共同消费的生物量，要比人类从海洋中获取的总渔获量大得多。

6. 许多种鲸、鳍足类（海豹、海狮和海象）和海牛类（海牛和儒艮）已被大范围地捕猎。它们的低繁殖力和从出生到成熟的长生命周期，使它们对商业捕捞而导致的种群数量迅速下降显得特别脆弱，许多种类已成为濒危种，种群的恢复很慢。

7. 高度适应的海鸟，有 50%～90%的生活时间在海洋中度过，但所有海鸟都依赖陆地筑巢。最大数量的集群出现在生产力非常高的水域，这里也是浮游动物和鱼类的集中地。非迁徙种类要经受气候变化和由此导致的食物短缺而产生的自然死亡（例如厄尔尼诺对秘鲁粪鸟的影响）。人类活动导致的死亡如过度捕杀、栖息环境破坏、捕食者的引入和沿岸污染，日益加剧对海鸟的威胁。

8. 大多数海洋鱼类是具骨骼的真骨鱼类，2 万多种鱼类，依据解剖、行为和生态学的不同，而表现出相当高的多样性。最丰富的种类是海洋上层浮游生物食性的具高繁殖力的鱼类，其中许多种（例如鲱、沙丁鱼、鳀）构成了某些最具效益的海洋渔业的基础。

9. 深水生活的鱼种很少，它们的数量不像浅水生活的同类那么多。许多中层和深层鱼类一般相对要小些，许多种有发光器官、依靠生物发光来定位或诱捕同类或求偶，或者躲避捕食者。

10. 1993 年全世界所有鱼类(包括乌贼和贝壳类动物)总捕捞量为 8.4×10^7t，其中，64%来自面积最大的太平洋。中国、秘鲁和日本是排名前三位的渔业国家。

11. 在过去 100 年中，虽然进行了各种尝试来管理渔业，但成效甚微。许多鱼类资源或渔场已枯竭，或由于过度捕捞正处于危急境地。

12. 传统的渔业管理主要是基于资源量/补充量理论，而忽略能引起鱼类数量自然变动的环境因素的作用。越来越明显的是，幼鱼进入成体鱼群的补充量依据如下情形可发生很大变化：幼鱼是否有足够的食物、捕食是高还是低、仔鱼是否会被海流带至不利的生境中去、疾病是否影响该种群，以及由于温度、食物的可获性或其他因素而引起的生长的缓慢还是加快。

13. 生物海洋学在两个方面可以帮助渔业，一方面是增加了解哪些因子能引起鱼类资源量的自然变动；另一方面是提供拟真时的与实际捕捞有关的海洋学资料；有关鱼群定位的准确信息能减少渔业上的花费。

14. 海水养殖是另一条增加渔业资源量的途径。目前在众多海洋生物种类中，养殖的只是少数几种，但可以预计养殖会从目前的年产约 5×10^6 的产量继续扩大。

试回答以下问题来加深对本章的理解：

问题 6.9　从初级生产力与海水的物理运动关系的知识(3.5 节)，除了在本章讨论的外，海洋中还有哪些海域能支持高的渔业？

问题 6.10　通过捕捞越来越小的鱼甚至浮游动物，能增加“鱼类”的总产量吗？

问题 6.11　假定一特定鱼种的每个雌体每年产 10^3 个卵，在第一年，99.90%的卵或后代死亡；在第二年，死亡率是 99.95%。假定在每种情况下的幸存者都能长成为成体鱼，由这两个年龄组产生的成鱼种群数量有何不同？

问题 6.12　持续增加大洋中鱼类和乌贼的捕捞所导致的渔业生态后果是什么？

问题 6.13　除了依据营养级中的位置而对养殖种类进行选择外，另外哪些生理学和生物学上的特征，能使某些可能的种类比其他种类更具吸引力和优越性？在系统地阐述你的答案时要考虑生物在所有生命阶段的需求。

问题 6.14　目前有多大比例的海洋面积被划为鲸类禁猎区？(参看表 5.1)。

第七章　底栖生物

相对水层而言，海底呈现出极其多样化的物理性质不同的生境，这些生境彼此间视深度、温度、光的可用性、浸没度（潮间与潮下）以及底质的类型而各不相同。坚硬的岩石底质为藤壶和贻贝这样的成体始终不动的固着种类提供了固着点，而其上的裂缝和凹陷又可为运动的动物当作躲避捕食者的隐蔽处。软底底质（如：泥、粘土、沙）为掘穴动物提供了食物和保护。至少部分是由于底栖生境种类更加繁多的缘故，因而底栖动物的种数（估计超过 100 万种）要比水层中的大型浮游动物（约 5 000 种）、鱼类（20 000 种以上）以及海洋哺乳类（约 110 种）的总和多得多。

如同在水层环境中一样，温度、光和盐度的垂直梯度，对建立底栖生物各自不同的生活方式特别重要。图 1.1 所示为根据深度和地形对海底所作的生态学划分。部分生态深度区界限明确，其余地带的划分则是较为任意性的，但这些底栖生境各自呈现出独特的生活条件。栖息于不同地带的动物，其种类一般不同，每种动物独特地适应于该种动物分布的特定环境。

最小的底栖带（图 1.1）是**潮上带**（supralittoral 或 supratidal zone），它位于高潮线以上的区域，只在暴风雨来临时才被淹没。在陡峭的海岸上，潮上带会因海浪冲击而浪花飞溅，因而有时也称之为“飞溅”带。在平坦的海滩上，潮上带可以被抛上岸的成堆的海藻为标志。适于生活在这个海洋与陆地之间过渡区域中的种类很少。

潮间带（littoral 或 intertidal zone）位于高、低潮线之间，因而在高潮时被淹没而在低潮时暴露出来。潮间带的宽度取决于当地的地形和潮差。潮间带位于真光带内，因而食植的滤食性底栖动物可利用这里的底栖藻类及浮游植物。这些植食性动物依次又支持着一个种类繁多、数量丰富的肉食性群落。

潮下带（sublittoral 或 subtidal zone）从低潮线延伸至约 200 m 深的大陆架外缘。部分潮下带也处于真光带中，但在较深的区域，底栖植物的数量由少降到零。这里的岩石基底越来越少并代之以软底。潮下带约占被浸没的海底的 8%左右。

其他的底栖生境位于真光带之下。**深海带**（bathyal zone）沿大陆坡向下延伸，自 200 m 至 2 000 m 或 3 000 m（其下界无限定），约占被浸没海底的 16%。**深渊带**（abyssal zone）自 2 000 m 或 3 000 m 延伸至 6 000 m，是最大的生态区，几乎覆盖了 75%的被浸没的底栖生境。深渊带的特征为温度约 4℃或更低。最深的海区为海沟，从 6 000 m 向下延伸至 11 000 多 m 的深处；在生态学上，这个底栖生境被称为**超深渊带**（hadal zone）（取自“Hades”，希腊神话中的地狱）。由于最后一个带难以接近，故对它的了解最少，至今对该海域描述的种类也很少。

绝大多数的底栖种类生活在不到 200 m 的深度中，且热带浅海水域中的种类要比浅海冷水区多得多。对某些不同类型的浅水或深海群落将在第 8 章中作更为详细的介绍。

7.1 底栖植物

各种各样的植物固着于浅海海底或生活在浅海沉积物中。所有的海洋植物都被限制在真光带；也就是说，它们局限于潮间带和潮下带的浅水区。

大型被子植物（显花植物）在某些潮间带海洋群落中占优势，那里隐蔽，累积的沉积物使有根植物得以发育和繁衍。这些群落包括：具有各种耐盐乔木和灌木的热带红树林沼泽（见 8.7 节）；河口盐沼占优势的是沼泽植物（见 8.5 节）；海草床出现在低潮带的下区。所有这些**大型底栖植物**（大而可见的植物）生产力很高，但它们所含物质的很大部分是多数动物无法消化的。因此，它们形成大量碎屑，潮流将这些碎屑带入其他海区，这种分解中的碎屑有助于形成沿岸水域的高生产力。

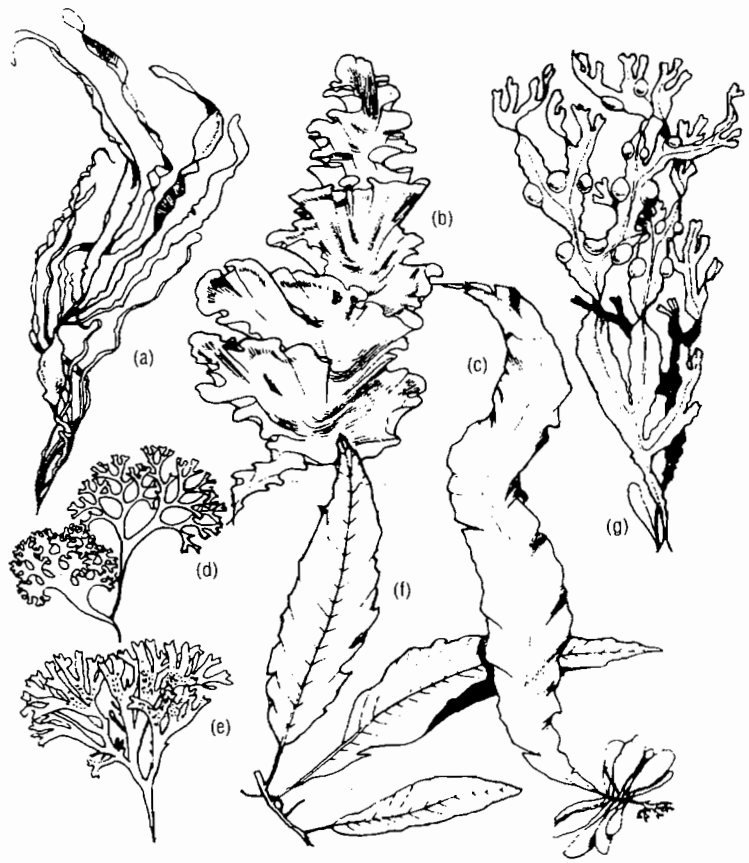


图 7.1 海藻举例 (a)浒台属（高 500 mm）；(b)石莼属（高 250 mm）；(c)翅藻属（高 2 m）；(d)角叉菜属（高 150 mm）；(e)杉藻属（高 200 mm）；(f)红叶藻属（高 250 mm）；(g)墨角藻属（高 1 m）。(a)和(b)是绿藻；(c)和(g)为褐藻；(e)和(f)为红藻。

海洋大型植物还包括惹人注目的在温带的岩石海岸上极为丰富的大型海藻。藻类（无

根)发展了称为固着器的固着结构。就生产量而言,该类群中最重要的成员是具长茎的巨藻(褐藻)(图 7.1c 和图 8.3),它们固着在潮下带的岩石底质上(见 8.3 节)。有的大型海藻(如:巨藻属)长的特别快,形成大片的水下森林。其他类型的海藻(图 7.1),包括常见的大型藻类(如:墨角藻属),这类海藻覆盖着潮间带的岩石;它们可能非常茂盛,但其生产力通常只有巨藻的一半左右。大型藻类和海藻是某些食草动物的直接食物源,同时也形成大量的碎屑,最终为食碎屑动物所利用。多达 30%的海藻产量以渗出物的形式而丢失,加入到海洋的 DOM 库中(参看 5.2.1)。

某些绿藻(如:大叶仙掌藻属)和红藻(如:石枝藻属)能使其碳酸钙与自身组织相结合,这是一种防止被植食性动物摄食的最有效方法。这些坚硬的**珊瑚藻**像薄壳一样长在岩石、贝壳或珊瑚礁上,极有利于碳酸盐沉积物的形成。

附生藻类(如:水云属)生长在其他大型植物的表面(海藻、巨藻或海草)。附生植物一般壁薄且呈丝状,因此容易被海洋植食性动物摄食。

最不显眼的底栖生产者是单细胞藻,它们生活在沙粒上(**沙面生物**种类),或成层生活在淤泥表面上。这些**微型植物**包括能动的羽状硅藻、蓝绿藻和腰鞭藻(见 3.1 节中的一般描述)。这些生物尽管个体小,但往往极其丰富,是浅海水域初级生产力的一个重要来源。某些腰鞭藻甚至钻入底栖动物的组织中生活;最著名的要数与珊瑚共生的藻,在 8.6 节中有所描述。

称作 **stromatolites** 岩石状的礁藻分布在澳大利亚西部浅海及巴哈马周围,从演化的观点它具有重要意义。它们由进行光合作用的微型蓝细菌垫形成,以大约每年 0.5 mm 的速率沉淀碳酸钙形成连续的堆积层(参见 3.1.3 节)。尽管开始形成目前的礁藻,从地质年代上是相对近代的事情,组成这类礁石的蓝细菌却类似于 20 亿年前昌盛一时的微生物,因此,它们代表着已知的最悠久的生物谱系之一。

不同的底栖植物各自占据不同的潮位,这种分布带在一定程度上取决于它们吸收特定波长光谱的能力。在海洋表面,可获得全部可见光,但在水体中,不同波长的光会被迅速吸收和散射掉(图 2.4)。绿藻(如:石莼属)典型地生长在浅海,其色素既吸收长波光也吸收短波光。褐藻和红藻也含有绿色叶绿素,只是它们特有的附属色素将绿色掩盖了。与绿藻相比,褐藻(如大型海藻、墨角藻)在稍深的水域十分丰富;它们的主要色素——岩藻黄素吸收短波光的效率较高(图 3.4b)。某些红藻(如:杉藻属)是潮下带特有的种类,其红色素(藻红素和藻青素)对于吸收表层水下面的光线十分有效。而叶绿素不能吸收这些光(图 3.4b)。但这种深度分布图型有许多例外。例如:可在高潮区发现某种红藻(如:紫菜),而某种绿藻(如:石莼)可占据低潮区。这是由于其他因素,例如:对波浪作用的抗性,在退潮时对干燥的耐受性以及被植食动物的选择摄食等,也决定着植物在潮间带的位置。在沉积物表面,蓝光首先被吸收,而红光则穿透的最深;因而生长在沙或泥内的小型藻类也显示出与以上描述不同的分布。

问题 7.1　为什么藻类通常以颜色分类,如:"红"藻、"褐"藻和"绿"藻?

7.1.1　底栖初级生产量的测定

小型底栖植物的生产量可通过碳或氧的交换来测定,或像 3.2.1 节描述的那样,由叶绿素的浓度估计出来。然而,大型底栖植物的生产量一般是将植物采来并称量,根据单位

面积的碳量来记录生产量。在必须考虑到季节性生长的温带，通常在生物量最大时进行采获；在估计已长出的，但在测定前后死掉并消失的生物量时，要考虑到修正量。大型植物叶片的生长率有时可通过在植物上打孔获得；打出的孔从植物分生组织向上移动，生长率便可按移动的距离和孔径的增大来表示。

附着植物的优势是受湍流海水的冲刷，因而带来不断更新的溶解营养盐。营养盐浓度在沿岸水域时常会升高，而且底栖植物对营养盐的吸收率一般较高。大型附着藻类单位面积的生产力通常比浮游植物高一个数量级。在第 8 章中给出底栖生产力的值，其中对群落的具体类型作了更加详细的考虑。尽管在很多沿岸地区，底栖光合生产量都要超过水体中浮游植物的光合生产量，但只有一小部分海底可获得充足的光线以支持附着植物。从全球尺度看，底栖植物的生产量在海洋总初级生产量中占不到 10%。

7.2 底栖动物

根据**底栖动物**在沉积物中所栖息的位置，可将其分成两个生态类群。**底内动物**(infauna)是完全或部分生活在底质内的种类；包括很多蛤类、蠕虫(多毛类)及其他的无脊椎动物(图 7.2)。底内种类通常在软底质群落中占优势，在潮下带它们的多样性最高，数量最大。硬底质群落中也有几种底内种类，凿石蛤即是一例。**底上动物**(epifauna)(图 7.3)是底上生活或附着在海底的动物类群；约有 80%的较大型底栖动物属于该类群。底上动物的几个常见例子有：珊瑚、藤壶、贻贝、许多海星和海绵。各类底质上都有底上动物存在，但它们在硬底质上特别丰富，在岩石潮间带和珊瑚礁中的多样性最高，数量也最大。还可加上第三个类群(称**浅海底动物**)包括诸如：对虾、蟹或像舌鳎这样的比目鱼类，它们都是生活在海底但又可暂时离开海底游泳的种类。

将底栖动物按大小分类也很方便。在这种情况下，底栖动物的大小与用来从沉积物中分离动物的网筛孔径大小有关。以下类群概括了所有大小的底栖动物：

大型底栖动物(或 macrobenthos)：筛选时不能通过 1.0 mm 网筛孔径的动物。这是最大的底栖动物，包括：海星、贻贝、多数蛤类、珊瑚等。

小型底栖动物(或 meiobenthos)：可被 0.1～1 mm 筛孔网筛留住的动物。这是沙或泥中常见的小动物。该类群包括：很小的软体动物、小蠕虫、几类小型甲壳动物(包括底栖桡足类)以及人们不太熟悉的无脊椎动物(见 8.4.2 节和图 8.5)。

微型底栖动物(或 microbenthos)：大小不足 0.1 mm 的动物。这一个体最小的类群大部分由原生动物，特别是纤毛虫组成(图 7.4)。

7.2.1 分类和生物学

底栖群落包括极其多样化的底栖动物集合。在这些海洋种类中，有许多种在陆地和淡水中没有与之相对应的种，因而不为人们所熟悉。表 7 及图 7.5～图 7.7 列出底栖群落中某些占优势的动物类型。以下是对它们的描述，其中特别强调了它们在底栖食物网中的位置。

了解最多的底栖原生动物是**有孔虫**，其浮游生活的相近种类已在 4.2 节中描述过。已知有几千个底栖种类，它们形成微型或小型底栖动物中一个占优势的部分，在深海沉积物

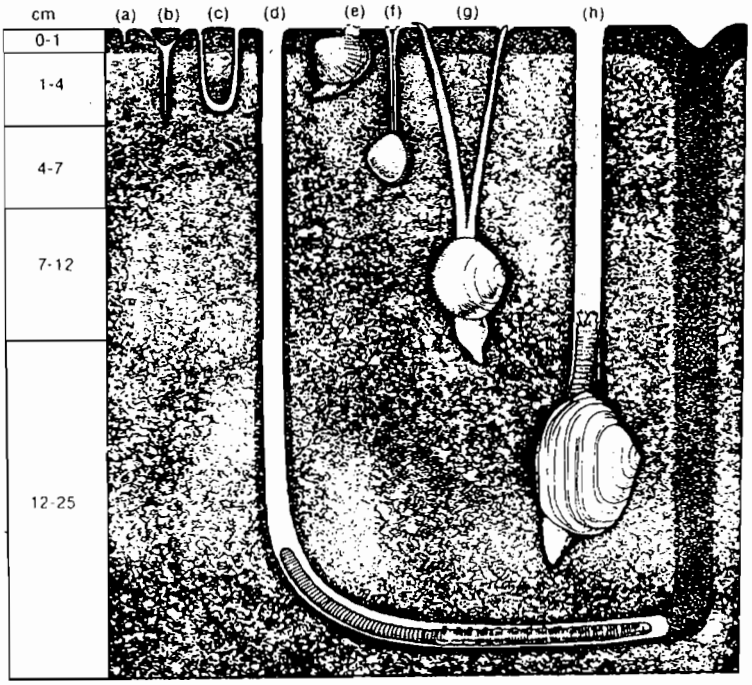


图 7.2　典型的底内动物，示其洞穴及栖息位置。(a)　螺属，一种螺的洞穴；(b)多毛类尾锥虫属的洞穴；(c)螺蠃蜚属的洞穴；(d)多毛类沙蠋属；(e)乌蛤属；(f)白樱蛤；(g)Scrobicularia 和(h)海螂属

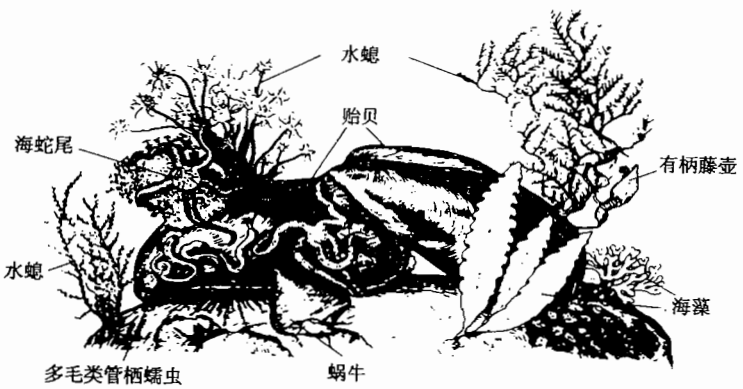


图 7.3　典型的底上动物和底上植物

中尤其如此。它们虽是单细胞生物，但底栖有孔虫个体不一定小；有的种长达 25 mm。它们当中既有底上种类，也有底内种类，且一般来说，不同的种分别摄食浅海的底栖硅藻和藻类孢子以及所有深度带中的其他原生动物、碎屑和细菌。最近发现的近缘种类，**Xenophyophoria**(图 7.5a)，在超深渊带特别丰富。它们是最大的原生动物，直径达 25 cm，

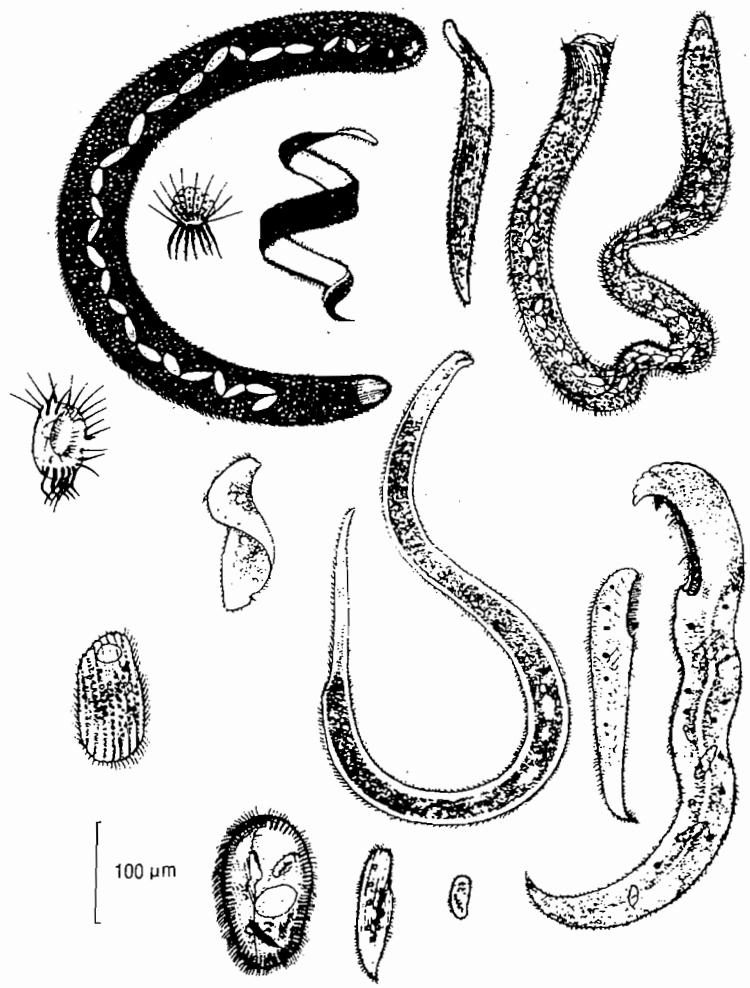


图 7.4　微型动物举例：原生动物纤毛虫，示其形态的多样性

却只有 1 mm 厚。它们伸出的伪足(长 12 cm)在海底上形成缠结的团块，这些黏性结构可能是用来从表面沉积物中收集有机物的。**纤毛虫**是微型底栖群落中的重要成员；很多纤毛虫适于附着在沙粒上或在沉积物的砂间中自由生活。纤毛虫的易碎性妨碍了取样和生态学的研究，但这些原生动物，无疑是联系浅海中微型植物(如：底硒硅藻)与较大的动物，以及在所有深度中的细菌与沉积食性的无脊椎动物之间的重要环节。

表 7.1　海洋底栖群落中主要的分类类群和代表种类

门	亚类群	普通名称/代表种
原生动物	有孔虫	有孔虫
	衣笠虫	—
	纤毛亚门	纤毛虫
海绵动物		海绵
有刺胞动物	水螅虫纲	水螅虫
(原名:腔肠动物)	珊瑚虫纲	海葵;珊瑚
扁形动物	涡虫纲	涡虫
线虫动物		线虫
纽形动物		纽虫
环节动物	多毛纲	多毛类蠕虫
	须腕动物	须蠕虫
	长管艳虫	长管艳虫(一种蠕虫)
星虫		星虫(花生蠕虫)
螠虫		螠虫(匙蠕虫)
半索动物	肠鳃纲	橡果蠕虫
软体动物	腹足纲	蜗牛;裸鳃海牛
	瓣鳃纲	蛤类;贻贝
	多板纲	石鳖
	无板纲	无板动物
	掘足纲	角贝
	头足纲	章鱼
棘皮动物	海星纲	海星
	蛇尾纲	海蛇尾
	海胆纲	海胆;沙钱
	海参纲	海参
	海百合纲	锯羽枝,海百合
外肛动物		苔藓虫(地衣动物)
腕足动物		腕足动物
节肢动物		
(甲壳纲)	介形亚纲	介形虫
	桡足亚纲	剑水蚤;猛水蚤
	异足目	异足虫
	等足目	等足虫
	端足目	钩虾
	蔓足目	藤壶
	十足目	蟹;龙虾;虾
脊索动物	海鞘纲	海鞘;海喷虫

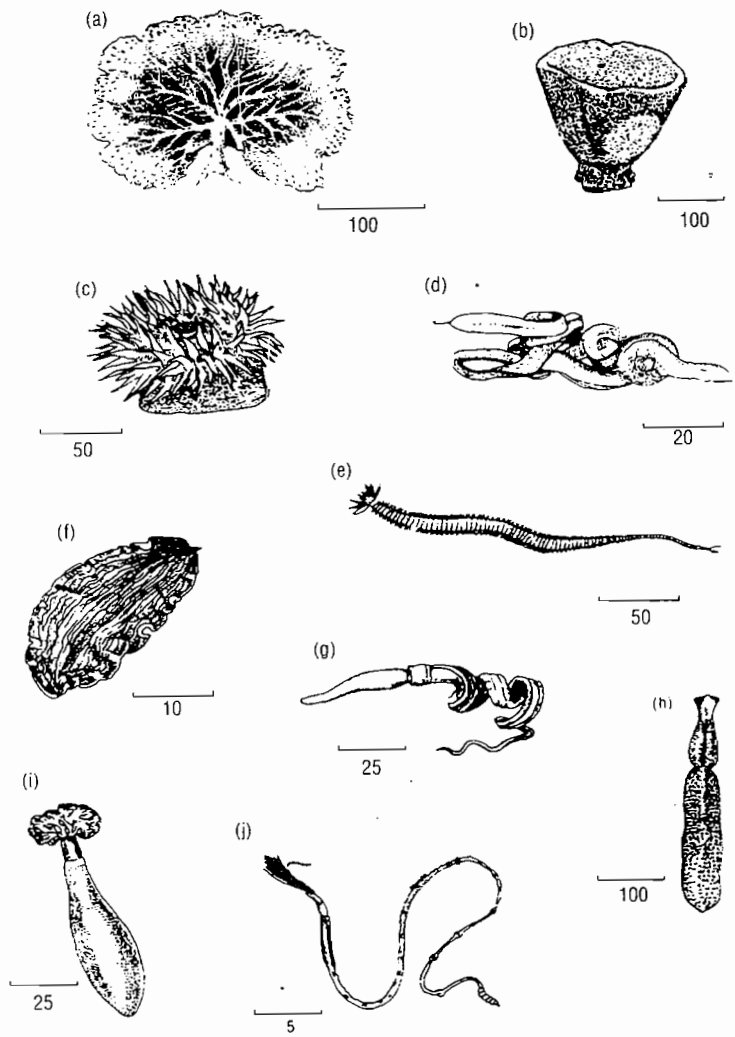


图 7.5　典型的底栖动物：(a)单细胞 Xenophyophore；(b)海绵；(c)海葵；(d)纽形动物；(e)多毛类；(f)扁虫；(g)肠鳃类半索动物；(h)蠕虫；(i)星虫和(j)须腕动物。(所有比例以 mm 为单位)

最原始的多细胞动物是**海绵**(图 7.5b)，在某些海区中，它们构成了大型底栖动物的大部分。已知这一古老的类群从前寒武纪末(6 亿多年前)就已存在，现在约有 10 000 种，几乎全部海产。它们是以其身体多孔而命名的(多孔动物门)，而海绵的许多腔室为蠕虫和甲壳动物这类无数的小动物提供了保护性的隐蔽场所。海绵都是**固着**的，即，固着不动。它们通过携带悬浮颗粒的水流来滤食。海绵的孔像网筛一样，只允许最小的颗粒通过并被特殊的鞭毛细胞所捕获。海绵的食物主要是细菌、微型浮游生物和小的碎屑颗粒。海绵的骨骼由嵌于体壁中的碳酸钙或硅质骨针组成，或由海绵硬朊纤维组成。由于其骨针坚硬且味

道恶劣，所以海绵的捕食者很少，仅几种珊瑚礁鱼、某些蛤类和裸鳃类例外。海绵既行无性生殖也行有性生殖，并能仅由整个身体的一部分再生。

刺胞动物门除了第 4 章中描述过的浮游种类外还有许多底栖代表种。该类群也有很长的演化史，现有的种类分布在多数海洋环境中。生活在海底的底栖种类大多是底上动物，但有少数种例外，它们适于在沙或泥中生活。尽管在该类群内存在着显著的多样性，但所有的底栖刺胞动物的特征是呈辐射对称且全部是食悬浮物者，可利用充满刺丝胞的触手捕捉食物。有的种还可用分泌到其口表面上的粘液诱捕极小的颗粒状食物。底栖刺胞动物为固着动物，尽管有的海葵可离开附着的基底并暂时游泳以逃避海星的捕食。在该门中无性生殖及有性生殖都是常见的。

在刺胞动物门中，**水螅纲**包括群体水螅（图 7.3），它们由在结构和功能上不同类型的个体结合而成。水螅虽小而不引人注意，但附着在岩石、贝壳及码头桩基上并通常被称作“海藻”的大部分海洋生物，其实是由水螅动物群体组成的。某些水螅在其生活史中可产生自由游泳的水母体，但在多数种类中，水母体始终附着在亲体上，充作有性生殖功能的个体。**珊瑚虫纲**种类很多，超过 6 000 种，包括海葵和各种珊瑚以及像海鞭和海扇这类不太为人们熟知的动物。海葵（图 7.5c）是潮间带及潮下带群落的常见种类，但也曾发现于 10 000多米的深处；它们是单生动物，直径从 1 cm 左右到 1 m 多不等。在分类学上种类繁多形态各异的被称为“珊瑚”的动物隶属于珊瑚虫纲，其中一个重要的亚类群石珊瑚在热带海区中形成巨大的礁石，在 8.6 节中对造礁石珊瑚作更详细的介绍。

底栖蠕虫属于不同的几个门。线状的**线虫**（线虫动物门）是数量最大分布最广的几个海洋（和陆地）动物类群之一，多数线虫栖于软沉积物中而不引人注意。据报道，在荷兰沿海仅一平方米的海底淤泥中就有约 450 万条小型底栖线虫。分类鉴定的难题妨碍了对这一丰富类群的生态学研究，但其摄食类型似乎十分多样化，某些种为肉食性动物，其他的种类摄食植物或腐屑及有关的微型动物。**纽形动物门**（图 7.5d）约包括 600 种蠕虫，身体细长，其共同特征是都有一个可外翻的、用以捕获食物的长吻。纽形动物在温带海中比在热带海域更加丰富，且在浅海区更为常见。自由生活的**扁形动物**（扁形动物门）（图 7.5f）栖于沙或泥中、石头和贝壳下或海藻上，但极少大量出现。**星虫**（星虫动物门）（图 7.5i）也称花生虫，体不分节，长约 2 mm 至 0.5 m 多不等。约有 250 种，穴居于沙或泥内，利用其大吻的运动在沉积物中钻动；其余种则栖于岩石或珊瑚的裂缝中，甚或栖于空螺壳中。星虫大多属食沉积物者。**螠虫**（螠虫动物门）（图 7.5h）在大小和一般习性方面略似星虫，所不同的是，它们有一个大而不可缩回的吻，用于搜索沉积物中含有的食物。虽然有些种分布在潮间带，但大部分种类只在很深的海水生境中才有发现。螠虫的深水种大多有矮小的寄生雄体附着在雌体上，这种繁殖方式使人联想到深水鲛鳐的繁殖方式（见 6.6 节）。

有些学者认为，**须腕动物**是特殊的环节动物，另一些人认为是独立的一个门（图 7.5j）。它们在较深的海域最丰富，向下可分布至 10 000 m 处。这些蠕虫分泌出坚韧的长管附着于硬底质上。一簇触手由管中伸出，其普通名称“胡子虫”便取自该特征。须腕动物缺乏口或消化道，这是极不寻常的，但它们与**长管艳虫**共有这些特征，后者将在 8.9 节加以描述。尽管这两个类群都依靠共生的化能合成细菌作为其营养需求，但须腕动物或许还可利用其触手吸收溶解的有机物。

环节动物多毛纲有1万多种，构成了海洋蠕虫中最大和最多样化的类群。多毛类(图7.5e)身体分节，具多对称为疣足的附肢。体长从几个mm至3 m。在生态学上，多毛类可分为在海底上主动运动的种类或穴居于泥沙的种类，另一类则是永久性的管栖或穴居种类。多数爬行种类和某些活跃的穴居者为肉食动物，以其大颚捕获各类小型无脊椎动物。有的多毛类还用大颚摄食海藻。许多穴居者和一些管栖者是直接用口吞食沙和泥的食沉积物者。其他的食沉积物种类发展了特殊的触手样结构，伸到底质上或底质内，沉积物颗粒粘附于这些结构表面的粘性分泌液上，然后由纤毛送入口中。很多固定不动的种类还是滤食者，可利用特殊的头附肢收集浮游生物和悬浮的碎屑。多毛类中既有底上种类也有底内种类，在许多生境中常常构成底栖生物量的大部分。

半索动物门包括**肠鳃类**(图7.5g)，或称橡子虫，分布于潮间带和深海的热液出口处(8.9节)及海沟中(8.8节)。据报道，最大的种长达1.5m，但多数种要小得多。许多种生活在泥或沙穴中，其余种则在沉积物表面缓慢地运动或在硬底质上形成缠结物。穴居种类用其吻在沉积物中钻动，大部分种摄食泥或沙并消化其中的有机质。累积在洞穴后口的大堆粪便排出物，指明了所消耗的底质数量。非穴居种类及某些穴居种类为食悬浮物者；浮游生物和碎屑粘附在被粘液覆盖的吻上，然后经纤毛沟被送入口中。由于肠鳃类容易破碎，所以很难采集，但深海摄相机已记录到它们的踪迹及海底上的缠结物。

问题7.2　表7.1列出了不同类型海洋蠕虫的7个门。根据什么共同特征把这些动物划归为蠕虫？你认为它们为何是一个成功的海洋底栖类群？

软体动物门包括5万多个海洋种类，其中有人们所熟悉的螺类和相近的裸鳃类或海蛞蝓(腹足纲)，以及具双壳的蛤类和贻贝(双壳纲)。该门还包括扁平的石鳖(多板钢)(见图8.2)，其壳由8块板组成。了解不多的是穴居掘足类(掘足纲，图7.7a，具象牙状贝壳)，身体呈蠕虫状，缺少贝壳的无板类(无板纲)在沉积物中也有分布。多数章鱼(头足纲)基本上也是底栖种类，尽管它们能够游泳。以下事实表明了该门的巨大多样性，即：在任何深度的海洋中都有软体动物栖息，在沉积物上和沉积物内都发现有软体动物，在所有营养级中都有软体动物的代表种，并分布在所有的底栖群落中。

棘皮动物(棘皮动物门)(图7.6)全部海生。尽管外观各不相同，但所有棘皮动物的特征是：辐射对称，身体绕中轴分5个部分；骨骼由石灰板组成；都具有管足。约有5 600种，分为5个纲。**海星纲**包括约2 000种海星(见图8.2)，其生境从潮间带至7 000 m左右深海。很多海星为肉食性动物，可对养殖的贝类苗床及自然生境产生显著的生态学影响。其余种为食沉积物者，或是极为罕见的食悬浮物者。**海蛇尾纲**由近2 000种具长腕的蛇尾(棘皮动物)(图7.6c)和筐蛇尾组成。深水照片上经常出现蛇尾栖息在海底上，它们摄食沉积物、死或活的小动物或悬浮的有机物。约有800多种有棘的海胆(图7.6d)和扁平的沙钱被归于**海胆纲**。在岩石海岸、巨藻床和珊瑚礁的大型底栖动物当中，海胆是极引人注目的种类；它们用一个特殊的咀嚼器摄食各类有机物质，但多数浅水种类基本上为植食性动物，而深水种(至约7 000 m)则被视为食沉积物者。沙钱不引人注意，却往往数量很大，是底内种类；有些种能摄食悬浮物和沉积物。**海参纲**(有500种)包括长形的海黄瓜(图7.6b)，这个名称源于它们长形似黄瓜。海参的浅海底栖种类既是食沉积物者又是食悬浮物者，底内种类吞食泥或沙。虽然海参也分布在浅海，但绝大多数的深海棘皮动物为海参，它

们在深水照片中极为醒目。**海百合纲**是最古老的棘皮动物类群，现已知种类约有 650 种，俗称锯羽枝和海百合。锯羽枝(图 7.6a)大多生活在 1500 m 以浅的深处，虽然它们常常爬在海底，它们能够活动，既能爬行又能暂时游泳。海百合以柄附着于海底，是典型的深海栖息动物，在 3 000 m 到 6 000 m 之间数量最多。所有的海百合类都被视为食悬浮物者。

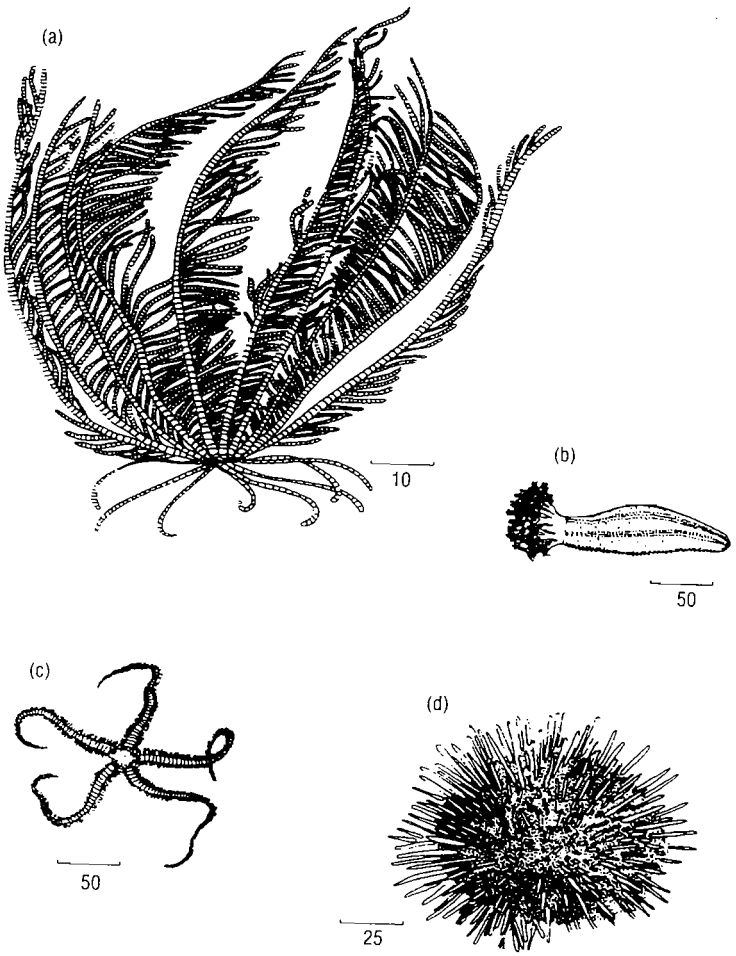


图 7.6　底栖棘皮动物的代表种：(a)锯羽枝(海百合)；(b)海黄瓜(海参)；(c)阳隧足(蛇尾)；(d)海胆。(所有比例尺以 mm 为单位)

苔藓虫(bryozoa)(图 7.7b)或苔藓动物属外肛动物门。苔藓动物像水螅一样，为群体固着动物，在潮间带岩石、贝壳或人造物表面上形成不显眼的结壳或海藻样生长物。记录表明，有几种苔藓动物生活在 8 000 多米的水深处。群体中的每个成员小(通常长不足0.5 mm)，且大多数种类的个员主要被一个碳酸钙外骨骼所包围。一个称为触手冠的特殊捕食器由多个具纤毛的触手组成，它能伸向上覆海水捕捉小型浮游食物或悬浮的碎屑。尽管该类群包括近 4 000 个海洋种，但并未得到生态学家们太多的重视。

腕足动物(图 7.7c)约由不到 300 个海生种组成，表面上类似于软体动物，也有一个

石灰质的两瓣壳(直径 5～80 mm),但其身体的基本结构却很不相同。多数种生活于 200 m 以浅水域,大多粘附于坚硬底质上。不过,有些比较常见的腕足动物(如:海豆芽)却垂直地栖于沙或泥质洞穴中,还有些种类曾在 5 500 m 的水深中采到过。腕足动物像苔藓动物一样,也有一个用来摄食悬浮物的触手冠。

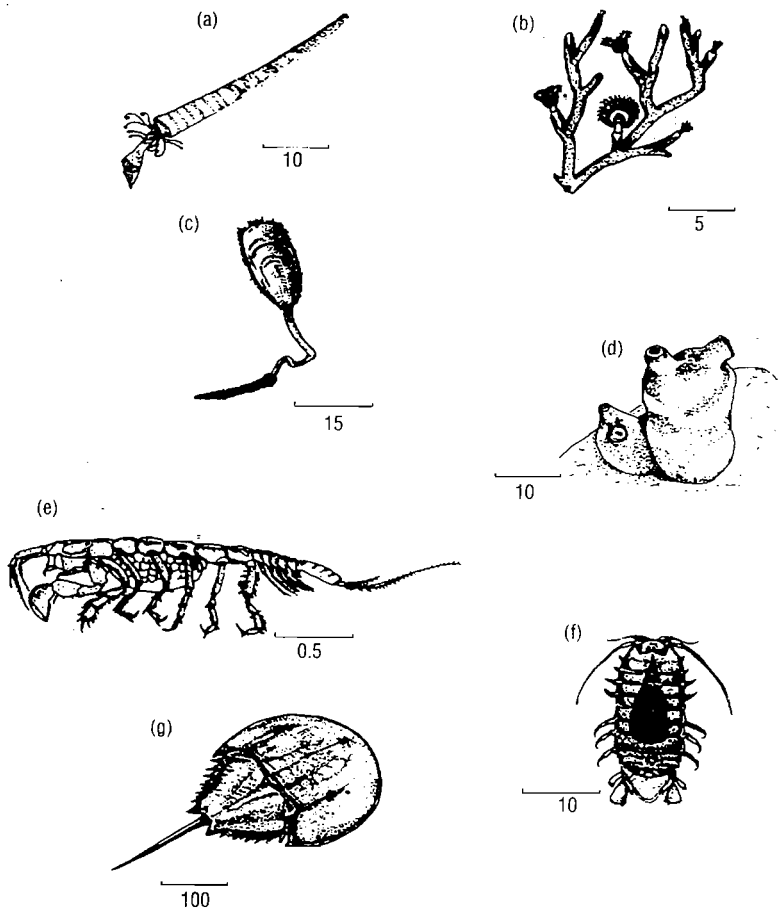


图 7.7　底栖动物的代表种:(a)掘足类软体动物;(b)苔藓动物群体;(c)具柄的腕足动物;(d)两个被囊动物;(e)异足类甲壳动物;(f)等足类甲壳动物;(g)马蹄蟹(与真正的蟹无关)。(所有比例尺以 mm 为单位)

被囊动物(图 7.7d)是浮游幼形类和纽鳃樽类的底栖近缘种,曾在 4.2 节中描述过。这些固着的筒形动物属于尾索动物门海鞘纲。常见的被囊动物大多为单体,但也有许多以无性出芽方式繁殖的群体种类。海鞘类一般分布于潮间带区域,附着于岩石、贝壳、码头或其他坚硬的基底上,但也栖息于至少 8 000 m 的深水中。被囊动物的自由端有两根管子,是其纤毛所形成水流流经身体的通道。水中的悬浮颗粒被一层分泌的粘液片粘住,而后,被黏住的食物由纤毛送入消化道,经过滤的海水从动物的出水管被强有力地排出,故有其俗名"海水枪"。深水种类的摄食器官有所改变,它们摄食悬浮的沉积物或直接以小型底栖

动物为食。不过，总的来说，这些底栖被囊动物摄食悬浮物的机制，类似于其浮游的同类-纽鳃樽类。尽管海鞘一般不是底栖群落的主要类群，但它们能从海水中将数量巨大的浮游生物或悬浮物转移至海底附近；一个只有几厘米长的被囊动物每天可过滤约 170 L 海水。

身体分节的**甲壳纲**动物在海底有很多代表种类。小型底栖种类包括**介形类**和**剑水蚤及猛水蚤桡足类**，这些类群均已在 4.2 节中作过简短的描述。猛水蚤是极其丰富的类群，它们在软底沉积物上爬行或钻穴。**异足类**也包括在小型生物的类群中(图 7.7e)。这些小甲壳动物(通常长度小于 2 mm)身体细长，略呈筒状，为穴居者或管栖者，分布在所有深度层中，向下至少可达 8 000 m 深。对 350 种这类动物的生物学了解甚少。

常见的大型底栖甲壳类包括**等足类**(图 7.7f)和**端足类**。等足类通常身体扁平，体长 5～15 mm；但深水种一般较大，有一个属体长达 40 cm。等足类经常在潮间带的岩石上快速爬行，但有些种为穴居者，包括一个钻木类群。这 4 000 个海生种大多是杂食性的食腐动物。端足类与等足类亲缘关系很近，所不同的是：多数端足类身体侧扁(见图 4.9k 的浮游种类)。它们从几毫米到约 28 cm 不等，个体最大的种出现在深海。依种类不同，端足类能爬行或钻穴，但很多底栖种类也能作短暂的游泳。很多种类营造暂时或永久的洞穴或管子。在该类群中，深度的分布范围从生活在高潮线附近的半陆栖的海滩蚤到生活在超深渊带海沟中的种类。多数端足类为食碎屑动物或食腐动物，但有几种是专门的滤食者。

藤壶(蔓足类)是人们熟知的海洋动物和惟一固着生活的甲壳类。约有 800 种，其中包括数量很大寄生在其他海洋无脊椎动物体内的种类。这些虾状的动物生活在一个由石灰质板组成的外套内。有的种直接固着在基底上，其余种则具柄，以柄固着。人们比较熟悉的藤壶在岩石潮间带形成密集的集合，但有些种只适于固着在运动的物体表面上，栖息在鲸、鲨、海蛇、海牛、鱼或蟹的身体上。虽然多数种分布在较浅的水深中，但也有些种分布在至少 7 000 m 深水中。自由生活(即非寄生的)藤壶摄食时以其羽状附肢有节奏地扫动周围海水。这些动物常常附着船底和浮标以及码头桩基的表面。自从查尔斯·达尔文关于该类群的经典的分类学专著问世以来，它们已成为广泛的生态学研究课题。

底栖**十足目**甲壳动物包括人们所熟悉的蟹、龙虾和虾，该类群既有底上代表种，亦有底内代表种。十足类在浅海水域呈现出最高的多样性，但有几种生活在 5 000～6 000 m 的深水。该类群包括肉食动物、杂食动物和食腐动物。有的种为滤食者(如：穴居于泥中的蝼蛄虾和穿土蟹)，但其主要食物往往是碎屑而不是浮游生物。该类群中的很多种作为人类的食物在经济上十分重要，这些种与贝类一起构成贝虾类产业。

还有其他几个海洋动物门类在此未作介绍，这或是因为它们只有几个种组成，或是由于它们在底栖群落中的数量不大。在有些情况下，我们对某些不引人注意的动物类群的生态学作用还缺乏了解，因为目前的取样工具还不能充分地将它们采集。在过去的 25 年中，已发现了许多新种(及新科)，这些种主要发现于深海(见 8.8 节和 8.9 节)，且这个种名录有希望继续增加。

问题 7.3　从前一节的内容来看，底栖动物用来防御捕食者的机制有哪些？

7.2.2　取样和生产量的测定

底栖动物可用各种取样工具采集。在不到 30 m 深的浅海，直接观察、计数及通过斯库巴潜水进行采集都是很有效的方法，这些方法使潜水员能对任何类型的底质进行取样

并对包括大型底栖动物斑状分布在内的自然条件作出更加准确的鉴别。在超出安全潜水范围以外的深度，常用**采泥器**(grabs)或**箱式取样器**(box corers)对软底沉积物群落进行取样。理论上，这些装置取得一定量的海底样品，用一系列的网筛便可从中将栖息动物筛选出来。虽可取得未被扰动的**水压芯样**，但由于这些芯样较小，所以它们只用在对小型或微型底栖动物的定量取样上。**拖网**是一个用粗网孔的网织成的一个十分结实的网袋，在海底上拖曳，并设计用来在海底上刮取底栖动物，但一般不能提供定量的样品。联系到特殊环境的其他类型的取样装置在第 8 章将予描述。

底栖生物的现存量是根据单位面积(通常是 m^{-2})上动物的数量给出的。底栖生物量以 $g\ m^{-2}$为单位表示，这些数据最理想地应以碳的克数或干重的克数表示，但或许还可用湿重的克数(用作换算，见附录 2)给出。生物量不断在改变，在测定次级生产力时要考虑到这一点。生物量通过一个种群或群落中个体的生长和繁殖而增加；现存生物量通过捕食或其他来源的死亡率可被排除。在某些情况下，这些变化可以连续间隔方法进行观察和取样，而生产量可用 5.3.1 节中(见方程式 5.3，5.4 和 5.5)提供的方法测定。

在一段明确界定时间内繁殖的种群，或具年龄大小关系，或存在记录年龄的特征如贝壳上的生长环，年龄级是可以划分的。如果确定了每个年龄级的生物量，并且对生物量的变化都以连续取样进行跟踪，则可计算出两次取样间隔的生产量。表 7.2 给出北海一个底内蛤蜊种群在 616 天内收集到的生产量资料。在头一个 50 天间隔中，死亡率很高，但存活个体的平均重量约增加了 4 mg；这导致生物量减少，但净生产量却为 317 $mg\ m^{-2}d^{-1}$。

表 7.2　北海一个蛤蜊种群的生产量数据

时　间 (天数)	数 (个 m^{-2})	平均重量 (mg)	生物量 ($mg\ m^{-2}$)	生物量损失 ($mg\ m^{-2}\ d^{-1}$)	净生产量 ($mg\ m^{-2}\ d^{-1}$)
0	7045	1.416	9976		
				411	317
50	990	5.346	5310		
225	378	9.910			
398	289	44.286			
616	246	73.542			

对表中数据进行计算的结果表明：在头两个时间间隔中，与以后的时间间隔相比，按比例产生了更多的生物量，但由于捕食或其他原因随后又从种群中损失了。

问题 7.4　表 7.2 只计算了头两个年龄级的生物量以及第一个 50 天中的生物量损失和净生产量。用方程式 5.3 完成表中其余部分的生物量计算(必要时可参考 5.3.1 节)。

如果不可能跟踪动物种群的单一股，且许多年龄级重叠，在此情况下，直接测定底栖生物的次级生产力十分困难。在这种情况下，如果可行的话，可采用实验室研究来测定各任意大小级的典型生长率。如若不考虑年龄，则可将种群划分成混合的大小级，而将每个大小等级中的动物个数，乘以那个等级的生长率便可计算出生产量。

7.3 底栖群落结构的测定

构成任一特定底栖群落的生物数量和类型是由各种物理及生物因素决定的。物理因素中，沉积物类型在决定某一特定海域的群落类型方面最为重要。底上动物与底内动物的相对比例，将视海底表面是由岩石、泥、沙或这些沉积物的混合类型而有变化。但同时，生物活动本身也会使底质发生改变。底内动物的钻穴和摄食活动不断地扰动并逐渐改变着软底沉积物（这一过程称为**生物扰动**），而固着于硬底表面上的固着动物也会改变其环境的地形。在浅海沿岸水域的潮位，波浪作用的程度以及盐度和温度的变化，都会影响到底栖种类的组成和相对丰度。

决定底栖群落结构的生物学因素，包括竞争、捕食，以及导致成体种群得以补充的发育类型。正如在浮游群落中一样（5.2 节），个体间或种间对有限资源的竞争（如：食物）可影响到种群的密度和种的相对丰度。在硬底群落中，对有限空间的竞争可影响到固着底栖动物的分布格局。捕食者的选择性摄食可改变两个被捕食种之间的竞争结果，捕食也会对底栖群落的整个物种多样性产生影响。对于特定类型的群落中竞争和捕食的影响将在第 8 章中作更详细的讨论。

群落结构也会受到优势种表现的发育类型的影响。底栖动物可直接发育，在直接发育中不存在自由游泳的幼虫期，幼体出现时如同小型的成体。底栖动物更常见的是间接发育，即在发育过程中有季节性浮游幼虫产生（见 4.3 节）。季节性浮游幼虫可分为两类。**卵黄营养型幼虫**，是从相当大的卵中孵化出来的，亲代产生这种卵的数量小。它们在水体中度过的时间极短（数小时至 2 周）并且通常不摄食浮游食物，而是靠卵黄来生长和发育。**浮游营养型幼虫**由大量产生的小卵中孵化出来；它们依靠浮游植物或细菌为食物，在水层环境中可停留数周或数月。

浮游期很短的卵黄营养型幼虫，通常不会漂流得远离繁殖它们的成体种群，但浮游营养型幼虫在水体中停留的时间较长，并可被水流作长距离的传送。结果，尤其对于那些成体不动或运动缓慢的种类来说，浮游营养型幼虫是一种扩散的手段。两类幼虫在浮游时都易受浮游捕食者的摄食，而浮游营养型幼虫尤其会被水流从其可成功固着的合适底质上带走。缺乏丰富的浮游性食物，会导致浮游营养幼虫的高死亡率。随着季节浮游幼虫的发育和生长，它们变成负趋光性，并开始在水体中向更深处运动，下沉至海底。既便不是全部，也有许多浮游幼虫，在选择一个要固着的底质并变态为成体之前，都先主动搜寻合适的底质。幼虫对固着点的搜寻依赖于各种信息的暗示，诸如：底质类型、合适的食物、光强度，而在很多情况下，还依赖于其同种成体存在与否。

幼虫补充至成体种群中的相对成功度，通过群落中所栖息种的个体数量和生物量，对群落的结构产生影响。产生浮游营养幼虫的种类，其对成体种群的补充波动有变化；在补充良好的年份，许多幼虫可存活定着下来并补充到成体的种群中，但在另一些年份中，幼虫死亡率高而补充量少。相比之下，具卵黄营养幼虫种的种群（或那些直接发育的种群）在一长时期内则倾向于具有低补充量但生物量保持稳定。

问题 7.5　具有直接发育的底栖无脊椎动物（无浮游幼虫期）仍可广泛分布。你认为

这样的种类是以什么方法扩散到新的地区？

7.4 第七章总结

1、根据深度、海底地形和物理参数的垂直梯度可将底栖环境划分成许多不同的生态带。它们是潮上带、潮间带、潮下带、深海带、深渊带和超深渊带。

2、底栖植物包括大型被子植物，如：红树林、沼草以及海草。大型藻类包括绿藻、红藻和褐藻以及长茎的巨藻—褐藻类型之一。微型藻类包括硅藻的底栖种类、蓝绿藻和甲藻。

3、底栖动物的门数和种数超过了浮游种类，这至少在一定程度上是由于底栖生境的物理环境的极大多样性。

4、底栖动物分为底内种类和底上种类，这要取决于它们是生活在沉积物内还是在海底的表面上。底栖动物的大小类群包括：较大的大型底栖动物（>1.0 mm），泥沙中特有的较小的小型底栖动物，以及大部分由原生动物组成的微型底栖动物。

5、底栖初级生产力可用各种方法测定，包括：用于微型植物种的^{14}C法和用于大型植物的采获称重法。测定底栖次级生产量的方法与测定浮游动物次级生产量的方法类似，这已在第五章中作了描述。

6、构成任一特定底栖群落的种的数量和类型是由各种物理及生物因素决定的。在浅海沿岸群落中，所存在的种的类型及其相对丰度在一定程度上取决于潮位、暴露于空气中的程度、波浪作用以及盐度范围和温度。在所有深度中，沉积物的类型（如：沙、岩石、泥）将决定底上动物与底内动物的相对比例。影响底栖群落结构的生物因素包括：对有限资源的竞争（如：食物、空间）、捕食和发育类型。

7、底栖动物可直接发育，其中缺乏自由游泳的幼虫期，或可产生浮游的浮游营养或卵黄营养幼虫。浮游营养幼虫相对要小，但产生的数量很大；它们必须摄食浮游食物，在水体中可停留数周或数月。虽然浮游营养幼虫是种的一种扩散手段，但它们死亡率高且在不同的年份中，对成体种群的补充率是有变化的。卵黄营养幼虫由含有大量营养物的大型卵孵化出来，它们产生的数量很少；这些幼虫浮游期不长且在水体中不摄食。与浮游营养幼虫相比，卵黄营养幼虫死亡率较低，并由于其对成体种群的补充变化不大，所以具该发育类型的种，生物量低但相对保持稳定。

试用下列问题以加深对本章的理解。

问题 7.6　将表 7.1 与表 4.1 作一比较。(a)浮游生物包括多少门？底栖生物有哪些门？(b)在这些主要的海洋环境中，为什么会有门数的区别？

问题 7.7　你认为产生卵黄营养幼虫的底栖种占优势的是 γ-还是 k-选择特征？说明你回答的依据。（参考 1.3.1 节及表 1-1）

问题 7.8　分布在澳大利亚西部哈默林湖的岩石状的礁藻 Stromatolites（参看 7.1 节），最高可达 1.5 m，假定没有侵蚀，海平面也无变化，这些结构的年龄有多大？

第八章　底栖生物群落

本章讨论不同类型的底栖生物群落，从最高的潮间带到最深的海沟。这儿分别描述这些底栖生境，但它们都以动态的形式与上覆的水层环境耦合在一起。

在浅海水域，浮游植物和底栖植物都是底栖群落初级生产的贡献者。浅海生活的滤食性动物摄食浮游植物和浮游动物。相反，附生底栖植物的渗出物和碎屑，向浮游植物和浮游细菌提供所必需的营养盐，底部海流引起沉积物的再悬浮，使底栖微藻和覆盖细菌的沉积物颗粒，充作浮游动物的食物源。某些鱼类和海洋哺乳类捕食浅水的底栖生物。

然而，绝大部分底栖生物群落位于无光带，它们几乎全部依赖于由水层真光带的光合作用所产生的有机质。惟一例外的是某些群落，其中的食物链起始于化能合成细菌的生产（参见 7.9 节）。从表层水下沉或被输送的部分有机质，为深水底栖生物群落提供了食物源。下沉的有机和无机颗粒也形成底栖生物生活的沉积物。分解过程发生于深水或在海底，被释放的营养盐最终又回到表层水，为浮游植物所利用。

海洋生物在其不同的生活史阶段，既利用水层又利用底栖环境。许多无脊椎动物作为成体是底栖生物，但通过产生的浮游幼虫而扩散。相反，某些浮游生物产生休眠阶段（孢子，胞囊或卵），下沉至沉积物保持休眠状态，直到有利的水环境使它们“恢复”到游动或漂浮阶段。

底栖—水层耦合的概念确定了海洋这两个巨大环境系统之间的许多相互作用过程，并试图将海底和水层的生态学研究整合到一起。

8.1　潮间带环境

“沿岸”和“潮间”是同义语，指落潮时定期暴露于空气中，而涨潮时又淹没于水中的沿岸区。各种各样的独特的生态系统，如岩岸、沙滩和泥滩，均属于潮间带，它们具有各自不同适应的物种集合。岩石潮间带上底上动物占优势，而软底的沙滩和泥滩底内动物种类占有较高的比例。潮间带区标志着由陆地向海洋的过渡，尽管它们只占世界大洋很小一部分，它们却支持着丰富而多样性的海洋植物和海洋动物群落，以及鸟类和近岸的鱼类。甚至某些陆地哺乳类（如水貂、臭鼬和浣熊）也经常出没于潮间带，捕食容易猎取的甲壳类和贝类，许多岸鸟也摄食这里出现的丰富的饵料生物。

8.1.1　潮汐

潮汐是在一定时间间隔内海平面周期性地升起和回落，这是由月亮和太阳对地球引力的相互作用，以及地球和月亮的旋转所导致的离心力引起的。在多数海岸，**半日潮**使潮间带在一天之内出现两次涨潮和两次落潮。然而，由于某些物理条件的影响，在某些海域，如墨西哥湾，一天只有一个潮周期（**全日潮**）。

潮差最大出现于**大潮**，它出现于地球、太阳和月亮成一直线时，每月两次。另一极端是

小潮时潮差最小，它出现于月亮的上弦和下弦，此时，这些星球不在一条直线上。高潮线是潮汐在任一天升起的最高点，低潮线指潮汐回落的最低点。

任一特定地点潮间带的范围受海岸线的坡度和当地的潮差的控制，海岸带的地形也起到一定作用。潮差变幅极大，太平洋塔希提岛和波罗的海几乎难以看出，而加拿大东部的芬迪湾有 15 m 之大。

8.1.2 环境条件和潮间带生物的适应

潮间带经受着任一海洋区域内环境条件的最大变化。这里，生物周期性地暴露于空气中，它们经受着极大的温、盐波动的影响。在寒冷的气候条件下，潮间带生物经受着结冰和冰挖作用。此外，许多潮间带区还遭受到汹涌波浪和海流的侵袭。

潮间带植物和动物对改变着的环境条件具有各种特殊的适应。砂底和泥底的生物在软底下穴居，以逃避干燥、温度和盐度的极大波动以及波浪的侵袭，而生活在岩石海岸的生物对这些环境特征表现了多样化的适应。岩岸的双壳类软体动物（如蛤和贻贝）和藤壶，当退潮时紧紧地关闭它们的双壳，使其保持鳃周围的湿润，因此，防止了干燥和淡水的侵入。许多蜗牛也能缩入壳内，用足部的角质或钙质厣封住壳口。另一方面，许多底栖植物和某些潮间带动物对水分的流失没有特殊的防御机制。海藻，如墨角藻和浒苔能耐受组织中 60%～90%水分的丧失。

贝壳，或其他类型的坚硬的外骨骼（如海胆的外壳），也使动物在波浪汹猛的海域免遭机械的损伤。在某些海胆和软体动物，直接受波浪侵袭处的种群的贝壳，要比隐蔽处种群的贝壳重厚得多。植物和动物紧紧地粘附在岩石表面或其他坚硬的基底表面，也使它们免遭波浪和海流的冲刷。底栖藻类用特殊的固着器附着在岩石上，藤壶、牡蛎、某些管栖蠕虫和海鞘分泌胶结剂以便紧紧地粘附在基底上。贻贝由足部特殊的腺体内分泌坚硬的有弹性的足丝线，用以固定它们的位置。槭贝、鲍鱼和石鳖宽阔扁平的腹足如吸盘一般紧紧地吸附在基底上；它们的低矮和流线型的身体也有助于抗拒波浪的影响。某些动物（如某些海胆和凿石蛤）也可通过机械磨蚀、化学分泌，或两者兼用，在坚硬的岩石表面钻孔。许多表面运动的潮间带动物，像蟹类和等足类，寻找岩石的罅隙以减少波浪的冲击；这种隐蔽的行为也使动物在退潮时保留在潮湿的隐蔽处。对像海星、蟹类和小型潮间带鱼类，岩池形成了类似的保护地，在低潮时，栖息在这一环境中可避免干燥。

8.2 岩岸潮间带

与其他海洋生境相比，对岩岸的生物学和生态学知道的要多一些。这些稠密丛生的海洋群落，易于接近和取样，容许研究者进行长期的直接观察，并进行测定群落结构因子和现场实验。

8.2.1 分带

所有岩岸的一个显著特征是，栖息的动物和植物划归为明显不同的带。某些种生活在高潮带，另一些生活在低潮带。物种的这种垂直分带，适用于所有的岩岸潮间带群落，尽管分带的特有的图型和各带的种类组成，依据地理位置、潮差、以及位置是直接暴露于波浪的作用下，还是隐蔽等因素而有变化。分带主要是依据固着的种，像海藻、藤壶和贻贝。尽

管一些活动的动物也可划分为带，但界限不十分明显。通常，许多大型活动的动物随潮汐而运动并时常保持在一相对稳定的水深，或在退潮时缩入岩池中。

在岩岸，潮上带（参看第七章）栖息着一片成藻壳状的黑色地衣（海藻和真菌的结合）和蓝绿藻，以及某些啃食植物的滨螺属的种类和相对大型的等足类（海蟑螂属，3～4 cm）。原始的昆虫（如 *Machilis*）也分布在这一带。

潮上带之下，滨螺形成数量极大的种群，每平方米从几百个到 1 万个之多。在中潮带，藤壶形成明显的带状，这类甲壳类有时也会达到每平方米几千个的密度。在许多岩岸区，藤壶带之下，拥挤丛生的贻贝占据优势。在附着的海藻和固着的动物之间存在着激烈的竞争，以争夺有限的空间。

许多潮间带种，群集是一种适应特征。滨螺拥挤在一起生活，可创造一些微生境，当潮水退落时，可保留更多的水分。它们通过内部受精而繁殖，拥挤也增加了它们寻找配偶的机会。贻贝将配子释放入海水中，在海水中受精；由此，群聚增加了许多个体间产卵的同步性。藤壶为雌雄同体但异体受精，这种生殖方式需要高密度的种群。藤壶的阴茎只能伸达外骨骼直径的两倍距离，故动物相靠在一起是至关重要的。

潮间带的生物分带，不仅由潮位来决定，而且还受许多物理和生物因素的影响。一特定潮带的上限，时常是由物理因素及其特定植物和动物对空气曝露程度的适应，以及对温度和盐度变异性忍耐的程度。任何物种生活的上限，可能由诸如缺乏适宜的食物或摄食（捕食）压力这一类生物因素决定的。一特定潮带的下限，通常生物因素是惟一决定性因素。

垂直分带的原因是如何确定的？

固着动物，如藤壶和贻贝，是研究垂直分带理想的动物，因为在一长时间周期内，可对同一群体进行监测。在一连续间隔所拍摄的图片上可记录个体的大小和位置，使研究者可跟踪群体的生长、与邻近群体的相互作用，以及死亡等。潮间带容易接近，也使实验操作成为可能。可从研究的位置上排除单个的动物，或在不同的潮位把附着有生物的整块岩石重新安排。同时，可把研究的种群封闭在一个网笼中以排除捕食者。下面将描述这一技术所得结果。

苏格兰岩岸的藤壶种群由两个种组成（图 8.1）。小型的孟氏小藤壶的成体，在小潮平均高潮线以上形成明显的带状分布，只有很少成体分布在平均潮位以下。较大型的大藤壶，其成体和幼体分布面宽，在小潮平均潮位以上和以下均有分布。长期的观察指出，小藤壶的幼体实际上可在大多数藤壶带定着下来，但只在上层可长到成体。这是因为在小潮平均高潮线以下，面对着快速生长的大藤壶，为有限附着空间的竞争，而被消除。大藤壶消除小藤壶的方式是过分生长，底切或压碎它。小藤壶分布带的下限由生物竞争所控制这一观察，已由实验工作所证实，所有新定着的大藤壶幼体皆从含有小藤壶幼龄个体的岩石中被排除；在这一研究中，小藤壶在所有的潮面上均生活的很好。另一方面，两种藤壶分布带的上限，均由物理因素决定，小藤壶比大藤壶 有更强的耐热和（或）耐干燥能力。而且，种内竞争可能是大藤壶重要的死亡因子；若幼虫的补充率高，则生长的藤壶开始为空间而竞争，其结果是该种群中较年幼或生长较缓慢的个体将被除。

捕食也是潮间带分带的重要决定因子。在苏格兰，蛾螺是藤壶的主要捕食者。如同许

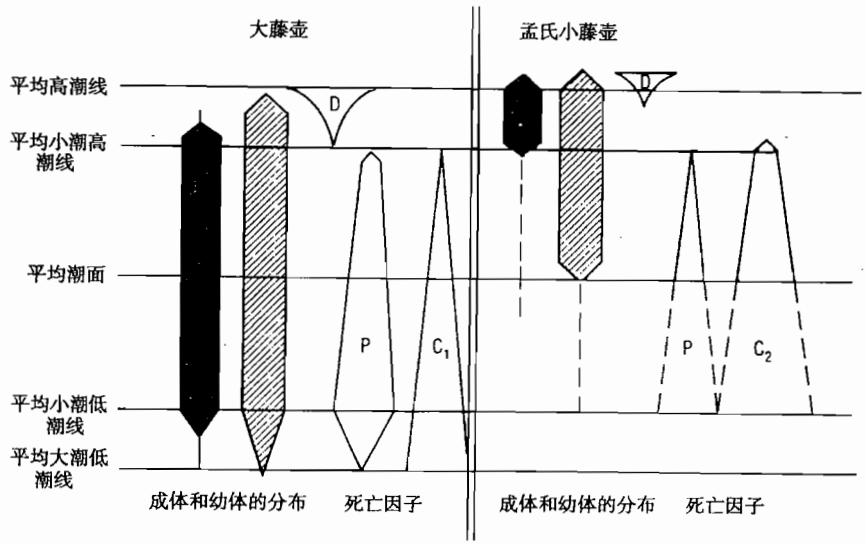


图 8.1　竞争和捕食对苏格兰潮间带藤壶分布的影响。C_1，种内竞争；C_2，大藤壶和小藤壶之间的竞争；D，干燥；P，被一种捕食蜗牛(Nucella)的捕食。分布图的宽度指明相对的丰度；死亡率图形的宽度指明有关因子的相对重要性。注意，两个物种分布的上限是由物理因素决定的(如对干燥的耐受力)。蜗牛的捕食和为空间的种内竞争是藤壶死亡的主要原因，两种因素在低潮面时成为重要的因子。对小藤壶而言，新定着幼体死亡的主要原因，是与快速生长的大藤壶为空间而发生的种内竞争。很少有小藤壶的幼体能在平均潮面以下定着，即使在这区内定着下来，也被捕食的种间竞争所排除。

多捕食者一样，这种腹足类选食较大的猎获物，因此两种相比，它选择捕食大型藤壶。当用网笼从藤壶的自然种群中将蛾螺排除时，可以证明，蛾螺的捕食是大型和较老藤壶死亡率的主要原因，尤其是生活在蛾螺最丰富的较低潮面下的藤壶。由此，藤壶带的下限多半是由捕食者决定的。

在北美西海岸会发现类似的捕食和被捕食关系。那里，三种藤壶(戴氏小藤壶、腺质藤壶和食肉藤壶)分别被三种不同的蛾螺所捕食。在此潮间带，大多数年幼的腺质藤壶死亡率是捕食的结果，而不是拥挤和为空间竞争的结果。食肉藤壶达到成体时，个体太大不能被蛾螺所食。然而，在此海域同样也是捕食及其为空间的竞争决定着藤壶分布的下限。

物理和生物的因素也协调一致或独立地对底栖海藻的分带图型起作用。海藻为光照和有限的空间与其他植物和动物竞争，这些生物的因素部分地决定着岩岸海藻的位置。海藻种类的上边界限，时常由对暴露和干燥的耐受性来决定，同时也受草食性动物捕食压力的控制。一个实例，1967 年的 Torroy Canyon 溢油事件在英格兰西南海岸的潮间带杀死了占优势的捕食性软体动物，其结果是几种潮间带海藻分布的上限上移。后来，随着捕食动物种群恢复，较高处的海藻被吃掉，又恢复到原有的分布图型。

8.2.2　营养关系及其摄食和捕食对决定群落结构的作用

底栖藻类和浮游植物都是支撑岩岸潮间带群落的重要初级生产者，但生产量相对较低。潮间带生境对底栖藻类而言，有几个方面是不利的。在热带海域，降雨过多，高的光强和在高气温下的暴露而导致的干燥，成为一个主要问题。在极区和亚极区潮间带，冰冻和

冰的侵蚀限制着海藻的生产量。在温带气候条件下，底栖藻类获得充分的发育，但存在着海藻种之间获取日光的竞争，与其他海藻和附着动物为争夺附着空间的竞争。全球岩岸潮间带的年平均生产力约在 100 g C m^{-2}这一量级。然而，在特定有利的海域，生产力可达 1000 g C $m^{-2}a^{-1}$。各类软体动物和海胆摄食附着的藻类。贻贝、藤壶、蛤、海鞘、海绵、管栖蠕虫(多毛类)和海绵都是滤食性动物，它们依赖于浮游生物。潮间带的肉食性动物包括海星，它摄食帽贝、腹足类软体动物、藤壶、贻贝和牡蛎；捕食性腹足类软体动物，摄食各种各样的动物，如蛤、贻贝和藤壶；海葵的食物包括小虾、小鱼和蠕虫。重要的食腐动物包括等足类和蟹类。岸鸟对潮间带生物也有相当的捕食影响(参看 6.5 和 8.5 节)。

实验研究证明，草食动物如海胆、帽贝、石鳖和滨螺既控制着初级生产量的水平，又控制着底栖植物的种类组成。例如，从实验区将帽贝排除，与未受扰动的地点相比，会导致不同种海藻的出现，并形成海藻的过度生长。从潮间带和潮下带排除海胆，也会导致起初海藻种类较高的多样性，尽管最终由于其他决定群落结构的因素开始起作用，多样性又会下降。群落中海藻的种类组成，也受不同海藻种之间为空间和光照竞争的影响，优势种是那些在特定地域中生长最快的种类。

竞争和捕食也是潮间带动物的种类组成和多样性的重要决定因素。北美西北太平洋沿岸，岩岸潮间带群落是由紫贝、藤壶和肉食性的海星(*Pisaster ochraceus*)占优势。海星捕食各种各样的软体动物和藤壶，如图 8.2 所示。从群落中将海星排除的实验会导致较低的多样性，从大约 30 种到只有 1 个优势种——加州贻贝。当海星存在时，它的摄食活动控

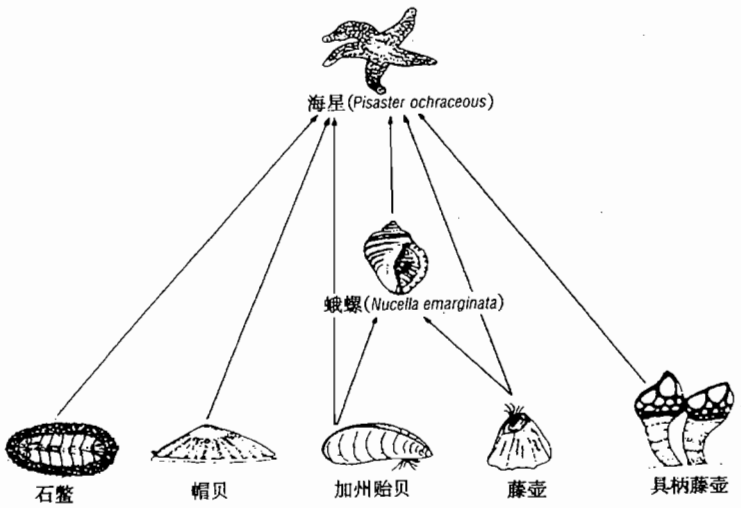


图 8.2　海星(*Pisaster ochracous*)的食物，该种是北美太平洋沿岸岩岸潮间带群落的关键种。括号内的数字指明——特定组群内的种数。(动物并非按比例绘出)

制着许多优势的固着的猎获物(藤壶和贻贝)，以致於保存着一定的空间，没有一种占优势；同时，由于为底栖藻类提供了空间，也加强了初级生产力。当顶部的捕食者被排除时，加强了对空间的竞争，加州贻贝过度生长，压制了所有其他大型底栖动物，占据了大多数

中潮带现有的空间。海星被称作关键种，因为它的摄食极大地制约着它所在的群落中种的出现、分布和密度。类似的相互作用的类型控制着世界其他岩岸潮间带群落的群落结构。例如，在新英格兰，贻贝是一种通过竞争占优势的固着物种，它的数目受两种海星(*Asterias forhesi* 和 *A. vulgaris*)和蛾螺(*Nucella Lapillus*)的控制。

问题 8.1　你能预期在潮差大的潮间带(如>2 m)或潮差小(如<0.5 m)的潮间带，单位面积会出现较高的底栖生物量吗？为什么？

8.3　大型海藻森林

在冷温带，潮间带岩岸群落与潮下带的巨藻林相连接。术语“大型海藻”是指各类大型褐藻，这些藻类一般只出现于夏季 20℃等温线以内的海域。这些藻类在上升流区、快速流区和大碎波带形成特有的潮下带群落。大型藻需要硬的基底以便附着，它们生长在岩岸以外直到 20～40 m 深处，这取决于水的透明度。大型藻床沿北美和南美的西海岸分布，一直伸展到亚热带纬度的上涌流区。在西太平洋，延伸的大型藻床分布于日本沿海、中国北部和朝鲜的近海区。在大西洋，大型藻床分布于加拿大东部沿海、格陵兰南部、冰岛和欧洲北部，包括英国沿海，在亚南极群岛如福克兰群岛可发现大型海藻的最高产量。新西兰和南非也分布着丰富的可用于开采的大型藻资源。

一株典型的大型藻，包括用于基底附着的固着器和一个柔软的柄(或茎)(图 8.3)。大壳藻的叶片(相当于树叶)附生于柄上。大型藻也有充气的浮体(或气囊)，它使叶片伸展在日光辐射最充分的近水表面。由于叶片的光合作用面积大，周围的湍流海水保持着稳定的营养盐供给，故大型藻是生产力高的植物。习见的太平洋大型藻属包括 *Nereocystis*，*Postelsia* 和巨藻属。巨藻(*Macrocystis pyrifera*)普通称作巨型藻，其长度可超过 50 m，沿加州近海形成水下森林。海带属的各种(通常长 3～5 m)是北大西洋沿岸占优势的大型藻，也作为水下种分布于温带太平洋。

大型藻不仅是所有海藻中最大的，且有些种被认为是世界上生长最快的植物。每日 6～25 cm 的生长率是常见的，加州沿海的巨藻每日生长率可达 50～60 cm。大型藻类一年生或多年生，有些种可从原有的固着器上一年或几年内再生出新的柄和叶片。所有大型藻类都进行孢子生殖。

大型藻的高生长率转换为高的生产力，从大约 600 g C m^{-2} a^{-1}至 3 000 g C m^{-2} a^{-1}(与岩岸潮间带值相比较，参看 8.2.2 节)。阿留申的安琪加岛近海，每年大型藻的生产量是 1 300—2 800 g C m^{-2}。这一高的生产量曾支撑着巨型施泰勒海牛种群(参看 6.4 节)。加拿大大西洋新斯科舍近海海带林的生产力，大约每年 1750 g C m^{-2}，南非大型林的生产量每年约在 600 g C m^{-2}。在一些地方，大型藻用作肥料、碘盐、工业化合物，藻胶用作食物填加剂。加州巨藻的开发量每年达 10 000～20 000t 干重。

大型海藻群落提供了空间异质性和高度多样化的生境，因而支持着一种高度多样性的动物组合。大型藻叶片的巨大表面，为许多附底植物和附底动物提供了附着空间，包括海藻、硅藻、微型生物和群体的苔藓和水螅。各种各样的软体动物、甲壳动物、蠕虫和其他动物生活在植物上或植物之间的基底上。在某些海域，很大部分初级生产量被草食动物如

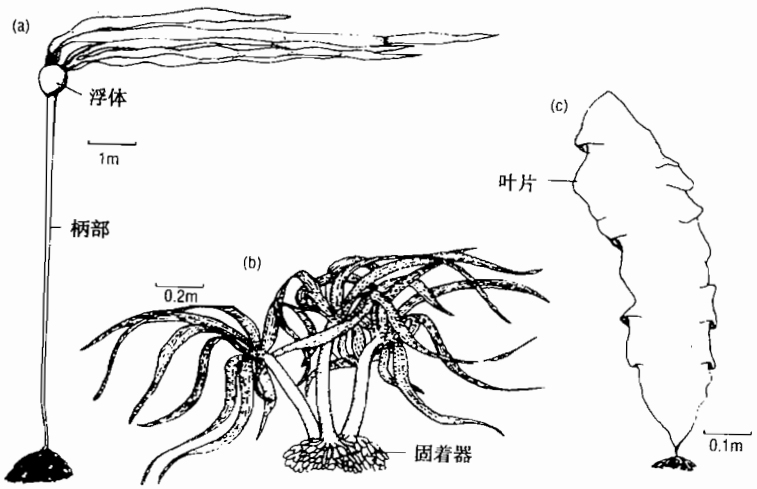


图 8.3　图解说明多种大型褐藻的结构多样性

(*a*) *Nereocystts luetkeana*；　(*b*) *Postelsia palmaeformis*；　(*c*) *Laminaris saccharina*；

海胆所消费。某些腹足类软体动物和海蛞蝓(如海兔属)也直接摄食大型藻，但通常只消费整个生产量的很小一部分。这一生境也支撑各种各样的鱼类，它摄食与大型藻有关的动物，并作为保护地，避开如海狮、海豹和鲨鱼等的捕食者。

然而，在许多海域，高达 90%的大型藻生产量未被消费而进入碎屑食物链。大型藻叶片的边缘被波浪连续地剥蚀，并被撕裂成细小的碎片，某些植物因得不到足够的光照和营养盐而衰败，使藻林自我稀疏。每年大型藻种(如 *Nereocystis* spp.)夏季的生物量每公顷超过 100t，所有这些都会受到冬季首次风暴的破坏。这些有机物质进入大型藻林的碎屑库或输入到其他海域。被暴风雨连根翻起的大型海藻，大量地被冲刷至海滩上，成为端足类和等足类的饵料。巨藻也释放出相当数量的溶解有机质，这类溶出物也为细菌所利用并因而被转换成颗粒性生物量(5.2.1 节)。

海獭(*Enhydra lutris*)被认为是北太平洋大型藻林的关键种。海獭捕食各种各样的猎物，包括蟹类、海胆、鲍鱼和其他软体动物以及运动缓慢的鱼类。1 只海獭每天可吃掉 9 kg 食物。安琪加岛近海，海獭密度每平方千米达 20～30 个，每年每平方千米大约消费 35 000 kg 的猎获物。海獭对海胆的捕食，调节着大型藻的生产和草食性海胆对大型藻摄食的平衡。

海胆(球海胆属的多个种)直接摄食大型藻，它们能吃掉附着于海底的海藻固着器。继而脱落的大型藻被海流冲走。海獭借助直接的捕食使海胆保持在相对低的密度，因此保护大型藻免遭过捕。阿留申群岛不同岛屿之间的生态学比较，可说明海獭对保持茂密的大型藻林的重要性。阿拉斯加沿海的某些岛屿周围生长着茂盛的大型藻群落，同时海獭、海豹和秃鹰的种群也很兴旺；而附近的岛屿缺乏大型藻或海獭，则海豹和秃鹰也廖廖无几。18 至 19 世纪期间，这些岛屿是广泛的猎捕探险的焦点，历史的记录论证了这期间海獭自大

型藻床的消失。只有那些由少数存活下来的海獭重新迁入的岛屿，使大型藻床一度繁盛起来。自 1911 年以来，海獭为法律所保护，在阿拉斯加和布列颠哥伦比亚的某些海域，海獭的种群得到恢复。海獭也被谨慎地重新引入其他濒临灭绝的地区，包括加州沿岸。那里，海獭种群得到恢复，海胆数量减少，大型藻生产量增加。尽管受到保护，海獭仍是一脆弱种。它们不受渔民的欢迎，被看作是鱼或虾、蟹和贝类的竞争者(特别是有价值的鲍鱼)。海獭对石油泄露也特别敏感，如 1989 年的埃克森瓦尔迪兹事件，在阿拉斯加沿岸至少 5000 个海獭因接触倾洩的原油而被杀死。

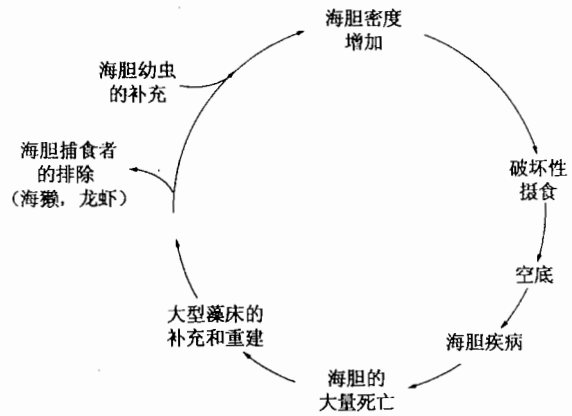


图 8.4　生产性大型藻床和海胆占优势的空地交替的生物学周期

如图 8.4 所示，大型藻床的海胆以很高的密度出现处，它就消除大型藻。1968 年之前，加拿大东部新斯科舍岩岸带的海带床曾茂盛一时。大型藻床曾伸展达水深 20 m，它们支持着大约每平方米 37 个海胆的种群。1968 年以后，海胆(一种球海胆)越来越丰富，在大型藻被消除的地方出现了空地。到 1980 年，海胆占优势的空地沿海岸线长达 400 km。岩石基底栖息着片状的珊瑚藻，它不受海胆摄食的控制。80 年代早期，海胆种群被一种上皮疾病大批杀死，大型藻沿大多数海岸开始恢复。在海胆大量死亡的三年过程中，茂盛的大型藻床在某些地方获得重建。

来自渔民的经验暗示，海胆的大量死亡及大型藻与海胆丰度的交互波动，至少在本世纪初就出现在新斯科舍沿海。海胆的种群爆发可能与某些年份的幼体补充的高成功率有关，也可能与局部的海水温度的改变有关。同样，比平均水温稍高的海水温度与海胆疾病的爆发有关。这些事实说明，大型藻和海胆的波动可能是一种由环境改变而诱发的自然过程，它们也可能出现在一个很长的时间内。总之，显然是海胆的捕食和疾病调节着这些潮

下带海带群落的生态动力学。

8.4 砂滩

与岩岸相比砂质潮间带似乎是裸露的。特别是暴露于汹涌波涛作用下的砂滩，看来似乎整个是缺少生命。这是因为基底的性质为底内生物提供了最适应的生活条件，使它们藏而不露，不能被直接观察。这就使得砂滩的研究，比起可直接观察生物活动的环境研究要困难得多。使这一问题更加复杂化的是，这一环境内的许多生物个体很小，与沉积物的分离很花时间，对它们的分类鉴定也很困难。

8.4.1 环境特征

海滩的砂粒通常由不规则状的石英颗粒，混以高比例的碎壳，以及来自陆源和海洋的碎屑组成。砂粒的大小从<0.1 mm 直到>2 mm，主要是由波浪的作用程度决定的；隐蔽的海滩与暴露的海滩相比，有较细的砂质颗粒，因为波浪会使沉积物再悬浮并输送直径小的颗粒。在砂质滩与泥滩之间有一个粒级梯度，泥质由更细的颗粒组成，泥质滩是在几乎没有水运动的情况下形成的(参看 8.5 节)。有些底质难以表述其特征，这就形成了这样一些术语如泥质砂或砂质泥。当颗粒增大时，砂又分级为砾石或粗砾。这些大颗粒的底质因高的穿透性而不能蓄水。大型颗粒的移动和磨损，也是砾石和粗砾石海岸缺乏生命或多样性低的原因。

典型的砂质滩有一个梯度坡，这意味着沉积物排水和干燥相对要慢。尽管氧在上覆水中十分丰富，在底质中的氧含量却随深度而减少，这是由于微型生物的呼吸和砂质内化学物质的氧化。黑色的硫化层标志着厌氧条件，其深度从几个毫米到近 1 m 深，这取决于砂质内有机质的含量。化能合成细菌也存在于硫化层内(参看 5.5 节)。

生活在底质不稳定的环境，即沙粒被湍流连续地移动的环境，动物需要特殊的适应。暴露砂滩表层水的连续移动，排除了大型的固着种和大多数底上动物。同时，砂滩的有机质含量相对要少。另一方面，砂粒对大幅度的温、盐波动起缓冲作用，沙内掘穴的生物在低潮时可保持湿润。同时砂粒也充作一种保护层，使生物免于强日光辐射。尽管从高潮到低潮，物理环境和种的分布有差异，但分带图型不如岩岸那么明显。

8.4.2 种类组成

初级生产者

砂质滩的高潮线以下没有大型的附着植物。占优势的底栖初级生产者是硅藻、甲藻和蓝绿藻。这些藻类局限于沉积物的近表层，因为光照在砂内不能穿透很深。这些底栖植物的初级生产力很低(<15 g C m^{-2} a^{-1})，砂质滩的生态系统主要依赖从周围水体的初级生产力获得能量，也依靠有机碎屑。

大型动物

与岩岸或泥质群落相比，砂质滩的大型动物多样性低。就生物量而言，穴居的多毛类和双壳类，加之甲壳类，通常是优势的类群。在温带，最高的潮间带潮面为呼吸空气的端足类(跳钩虾和沙水蚤)占优势，有时还有等足类。端足类和等足类白天入沙穴居，夜间摄食被冲刷上岸的腐烂的海藻碎屑，在热带沙质滩，最高处为鬼蟹(*Ocypode*)所占据，它也是一

种食腐动物。

大型底栖动物在中潮带和低潮带有较高的多样性。小型、快速掘穴的楔状的蛤类(斧蛤、樱哈)时常以巨大的数量出现,随着潮水的改变而作上下迁移。较大型的刀形蛤(如剑蛏,荚蛏)也局限于沙质海滩,它们也是快速的掘穴者。这些能活动的双壳类软体动物,身体光滑,壳薄而细长,易于掘沙而入。比较坚实而壳厚的双壳类,如鸟蛤或白樱蛤也栖息于沙中,但它们在沉积物中固着的更牢且很少活动。双壳类软体动物或是食悬浮物者,或是食沉积物者,某些种两种食性兼有。一般,沉积食性者在细颗粒的砂中占优势,据推测,细颗粒沉积物中的有机质浓度要比粗颗粒砂中高。砂质环境也有一些腹足类软体动物,它们犁沙而行,包括小椎螺和较大型的玉螺和乳玉螺,它们的贝壳光滑,上面几乎没有什么装饰。大多数小椎螺捕食小型软体动物。玉螺也是捕食者,尤其是对双壳类软体动物,通过在壳上钻孔而吸食内部的肉体。在玉螺数量丰富的海滩,它对群落结构有重要的影响;实验证明,当乳玉螺被排除时,蛤类和其他底内动物的数量增加。

很少动物形成永久性的穴洞,因为波浪的冲击和相对大型的砂粒使它们破碎。然而,有些多毛类是个例外,它们用粘液或膜质材料将砂粒粘合在一起。许多沙栖多毛类是沉积食性者,很少是食悬浮物者,摄食浮游生物或再悬浮的有机物质。有些种类(如齿吻沙蚕、吻沙蚕)是捕食者或食腐者,能在沙内积极运动寻找食物。分布在中潮带特有的甲壳类动物有 *Emerita* 属的鼹鼠蟹。它们典型地将自己整个身体埋置在沙中,仅露出触角,捕捉退潮时悬浮的小颗粒。尽管是快速移动的掘穴者,它们经常为岸鸟所捕食。对虾和糠虾是另一些砂岸的甲壳类,它们暂时地穴居但不时地露出水面摄食。这一群落的捕食者还包括大型底上活动的蟹类。

各种类型的棘皮动物分布于低潮带,包括穴居的海参,心形海胆和沙饼干海胆,它们大多数是食沉积物者。沙并干海胆缩短的刺有助于掘穴,有些种的年幼个体摄食和有选择地在消化道内累积含有氧化铁的最重的颗粒。这有助于增加这类小型海胆的密度,并充作加重带,当波浪剧烈时,使它们保留在沉积物内。在温带群落,海星并非习见种,但某些热带种(如瘤海星 *reaster*)出现于低潮带或潮下带,在那里它们摄食砂中的有机质。

砂质滩群落中的脊椎动物包括鱼类,如砂鳗鲡,属于永久性栖息者,在低潮区的砂中行穴居生活,还有暂时性栖息者,如比目鱼,只有当高潮时才游入这一地区,摄食较小型动物。岸鸟也是这一群落重要的捕食者,哺乳类(老鼠,海獭)也可能到这一地区寻找食物。

小型动物

砂质滩的小型动物包括一些最多样化并高度适应这一环境的种类。"砂间动物"也用来指生活在砂粒间隙或空间内的动物。它们或附着于沉积物颗粒上,或在未被移动的砂粒间隙内运动。许多动物门都有小型动物的代表。有些类群(如腹毛虫,图 8.5c,d),全部或主要局限这一特定环境。小型动物的生物量一般位于 1～2 g m^{-2}之间,平均个体数为 10^6 m^{-2}(从砂表面至无氧层。)

图 8.5 说明砂质滩某些特有的小型动物。由图解可以看出,它们的许多适应是形态学的。这些形态特征包括个体小(既使在通常大型个体的类群中像棘皮动物和软体动物,属于小型动物最大的身体,也只有几个毫米),身体延长或蠕虫状以及身体扁平等。同时,许多种有一个强化的体壁以保护身体免于在不稳定的沉积环境中被挤碎。形态上的适应还

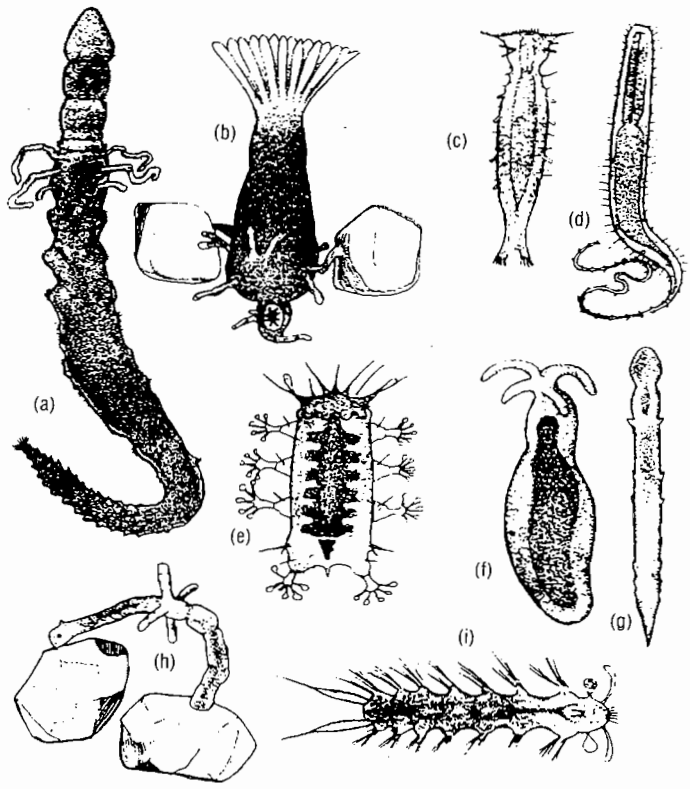


图 8.5　生活在砂内的小型动物的代表。大小位于 0.1 和 1.5 mm 长度之间。(a)砂　虫(多毛类);(b)单体苔藓虫(附着于砂粒上的苔藓虫);(c)*Dactylopedalia*(一种腹毛虫);(d)*Urodasys*(一种腹毛虫);(e)*Batillipes*(一种缓步动物);(f)*Unela*(一种腹足类软体动物;)(g)拟蠕虫(一种腹足类软体动物;)(h)砂栖水螅(一种附着于砂粒上的水螅);(i)原须虫(一种多毛类)。

包括棘刺和鳞片的发育(如腹毛虫),发达的角皮或外骨骼(线虫和甲壳类)或钙化的内骨针(某些纤毛虫和海蛞蝓)。另一方面软体型的动物,像纤毛虫、涡虫和水螅,发展出一种剧烈收缩的能力,以保护身体免于机械损伤。许多砂间种有特殊的粘着器官,用以使身体保持在沉物颗粒上;用于粘附的器官,可能是上皮腺,钩或爪(特别注意图 8.5e)。

大多数砂滩小型动物是能活动的,但某些有孔虫和水螅(图 8.5h)牢牢地附着于砂粒上。各种摄食类型都有,从摄食底栖硅藻和腰鞭毛虫的介形类和猛水蚤桡足类和食碎屑动物(腹毛虫、线虫)到诸如水螅和涡虫这样的捕食性动物。食悬浮物者最稀见,这是一些定着的动物如苔藓虫和海鞘。小型动物都是大型沉积食性动物,如虾和幼鱼的饵料。

小型动物因其个体小及其相应的物理条件对产出大量配子的限制而导致繁殖力低。许多种一次只产 1～10 个卵,大约 98%的种类缺少浮游性幼虫。许多年幼个体受到亲体的保护,直到能独立生活,或将卵粘附在砂粒上,一孵出便是底栖性幼年个体。扩散是卵或成体被动的输送,被冲洗砂的水流所携带,或者被猎食鸟的足所粘附的砂粒而带走。

问题 8.2　大约砂间内 98%的小型动物不产生浮游性幼虫。是什么因素使这一环境中的这些种有利于直接发育和不出现浮游阶段？

8.5　河口

河口是大型河流入海的部分封闭的水域，由于河口典型地具有大量的底栖藻类、海草和浮游植物，以及支持着大量的鱼类和鸟类，因而它们是海洋生态系统中生产力最高的区域。河口富有来自陆地区域的营养盐，但它们的高生产力也是营养盐滞留河口的结果。这是由河口水循环的图型决定的，即密度较小的淡水覆盖着密度较大的咸水。图 3.15 说明河口如何从深处的咸水把营养盐带向从河口流向大海的淡水流，营养盐的富集通常导致向海面的河口区浮游植物的水华。有些水华后的浮游植物将沉降至下面的咸水层，然后分解着的植物碎屑将被带回至陆地。因此，河口的特殊循环图型，与潮流相结合，导致向海流动的河水中的颗粒和营养盐的下沉，相继这些营养盐又被向内向上运动的较深处的咸水所带回，以补充被表面流带走的营养盐。

每一个河口都有其影响它的生态学的独特的物理特征。这些包括河流的排放量、深度和一般的地形、特殊的环流图型、气候状况和垂直潮差。然而，由许多河口生物的比较研究也可作出某些概括。在几个方面，河口生态系统比开放的海洋生态系统更加复杂。河口向海一侧的浮游植物群落是受不同组群的初级生产者控制的几个群落中的惟一一个。图 8.6 说明典型地构成河口的主要成分；每一个群落所占有的相对面积取决于局部的潮汐的作用和河口的地形。

从温带纬度河口的上段开始，首先是隐蔽的潮间带上层的**盐沼群落**，由各种沼草（如大米草属和 *Salicornia*）占优势；这一群落在热带和亚热带纬度（参看 8.2 节）被红树林所取代。盐沼草是一种有根的显花植物，可长到 2 m 高，它们充作富营养盐沉积物的捕捉器。盐沼地表面以上的初级生产力为 200～3 000 g C m^{-2} a^{-1}，再加上底泥藻类的生产量约为 100～600 g C m^{-2} a^{-1}。由此，盐沼是地球上最富有生产力的生态系统之一。大多数植物活物质未被直接摄食，而是进入碎屑食物网，或存在于盐沼中或进入附近的水域。这类植物碎屑腐烂分解缓慢，经过一个长周期，碎屑的累积及其吸附的沉积物会形成几 m 深的泥炭沉积。盐沼植物的向上生长导致相对潮位和排水的变化，及其由此而来的植物种类组成的改变；盐沼演化的这一过程最终会导致河口的加密（the infilling）。

盐沼的上段是海洋和陆地的过渡区。这一区域的温度和盐度变化极大，在这里永久生活的植物和动物种类很少。如浣熊、鼠和蛇类等陆生动物不时地侵入该地区，还有一个大的昆虫和鸟类种群。盐沼的低潮区动物区系多样性很高，盐沼的大型底栖动物包括泥中筑穴的招潮蟹、摄食底栖硅藻的蜗牛（如织纹螺、蟹手螺和滨螺）以及专门适应于泥内或泥上，既能在空气中又能在水中呼吸的偏顶蛤属的双壳类。盐沼植物的叶片和茎充作许多小型生物的附着茎，相当数量的微型和小型生物栖息在沉积物表层或内部。沉积物中细菌的密度高达 10^9 cm^{-3}，它们是原生动物和小型生物的重要食物。盐沼还为虾类，龙虾的幼虾期以及许多种海洋和河口鱼类的幼龄期，提供了隐蔽所和食物。

海草群落位于盐沼向海一侧的潮间带和潮下带，除海草以外，海藻群丛可能占有重要

的位置。然而，一般说来，海藻在泥质的河口湾内生长得不像在清净的水域内长得那么好。在温带，河口群落的优势植物是大叶藻；在热带为泰莱藻或海龟草所取代。在海草床上，褐藻（墨角藻属）和绿藻（浒苔属和石莼属）可能成斑块状分布在岩石上。由于许多附植的硅藻长在海草的叶片上，这就使测量海草的生产力变的复杂，因为它们会增加总初级生产力。例如，美国东海岸，大叶藻的生产力大约是 350 g C m^{-2} a^{-1}。通常，温带海草的年生产力约为 120～600 g C m^{-2}，而热带海草群落有较高的净初级生产力，可高达 1 000 g C m^{-2} a^{-1}。

许多小型动物，包括原生动物和线虫，与被蜗牛、等足类、端足类和底栖猛水蚤摄食的海草附生植物密切相关。固着的滤食性无脊椎动物（如水螅、苔藓虫和海鞘）附着于海草的叶片上。腹足类、双壳类、多毛类和各种甲壳动物是海草群落中占优势的活动性无脊椎动物区系。此外，这一河口带，像盐沼一样，充作多种鱼类幼龄阶段的索饵场，包括经济鱼种像步鱼和鲑鱼。

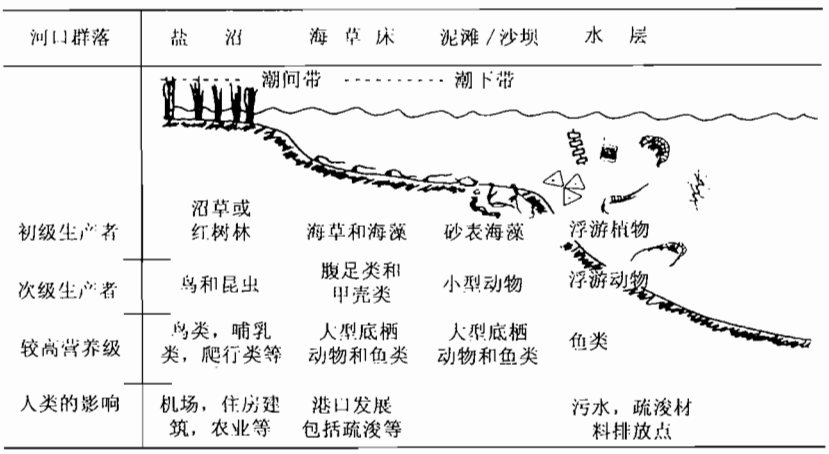


图 8.6　组成河口生态系统的群落图解，示明它们的优势动物和植物及其潜在的人类活动的效应

在盐沼和海草群落，很少初级生产为草食性动物所消费。这两个群落中占优势的是碎屑食物链，因为沼草和海草含有大量不易被消化的材料，如纤维素，草食动物难以消化这类物质。不到 10%的沼草被陆生草食动物消费，包括家畜、昆虫和鸟类，通常只有一小部分海草生产量为海胆和漫游鸟类（如鹅）所食。然而，在一些热带区，儒艮或海牛，以及海龟会摄食大量的乌龟草。一般讲来，尽管两个群落中极大一部分净初级生产死亡并被真菌和细菌所分解，但最终被转换为微生物生物量。河口水的细菌数目远高于海水，沉积物中细菌的密度每克河口泥高达(200～500)×10^6。因此，产生了大量的植物碎屑，其中一些被输出河口，而更多的有机碳，通过微生物环经再循环重新进入食物链。（参看 5.2.1）。在沉积物内，很多有机质在无氧条件下分解，其中嫌氧细菌主要利用无机碳酸盐作为氧源。

问题 8.3　沉积物中 H_2S 的出现可指示污染吗？

海草床向海的一侧，或是潮下带的**泥滩**，或是**沙坝群落**，这取决于海流和潮汐状况。事

实上，这一群落是潮间带海草群落和盐沼群落的水下延续。泥滩或砂坝上占优势的初级生产者是**砂面藻类**，通常是一些底栖硅藻或甲藻，它们特别适应在沉积物颗粒上生长。泥质表面有时覆盖了一层由几种类型的蓝绿藻组成的厚厚的丝状物，这一地区的生产力与沉积物颗粒大小呈负相关，由此，同一地点泥滩通常比砂坝具有更高的生产力。这些群落的初级生产力（在不覆盖沼草或海草的情况下）往往是低的。砂坝的初级生产力约为 10 g C m^{-2} a^{-1}，而泥滩底栖微藻的生产量高达 230 g C m^{-2} a^{-1}。

问题 8.4　为什么砂质对泥质的颗粒大小比例会影响砂面海藻的生产力？

泥质滩群落栖息着各种各样的动物，蟹类和比目鱼是习见的底上动物。双壳类、多毛类和泥虾是占优势的底内动物。小型动物十分丰富，例如小型桡足类、线虫和多毛类。微型动物的原生动物也同样的丰富，尤其是纤毛虫。通常食碎屑动物在这一群落中占优势，大量的鸟类活动在这一群落的较浅层，捕食食碎屑的无脊椎动物。鸟类的摄食对泥质滩种类具有显著的影响。例如，在一大型泥质滩栖息着几千只红腹滨鹬（*Calidris canutus*），每只每天吃掉 730 个小型白樱蛤；1 只红脚鹬（*Tringa totanus*）可消费掉 40 000 个穴居的端足类（裸赢蛋）；1 只蛎鹬（*Haematopus ostralegus*）一天可食掉 315 个鸟蛤。总之，鸟类可捕食所接近到的无脊椎动物的 4%～10%。

位于河口向海一侧的**水层生物群落**，多半是由浮游植物的初级生产力所控制，其范围约在 100～500 g C m^{-2} a^{-1}，取决于水的透明度。虽然营养盐丰富，水的浊度时常限制着光的穿透，限制着浮游植物的生产。在较浅的河口区，多达一半的浮游植物为滤食性底栖动物所摄食，其余的一半为浮游动物所摄食。浮游动物也摄食由浅河口强烈的混合产生的再悬浮所携带的底栖硅藻及其细菌覆盖的沉积颗粒。在峡湾型的深水河口，底栖植物是光限制的，浮游植物提供了大部分河口的初级生产量。

尽管河口的生产力高，并栖息着许多幼鱼，以及大量的甲壳类、软体动物、岸鸟和水鸟，但与其他海洋生境相比，分布在这一生境的物种数目相对要少。能适应这一生境内的盐度、温度和浊度变异性的种类不多。尽管环境因素诸如底质类型和潮汐暴露程度对生物的分布也起决定作用，但对一河口中任一特定物种的分布而言，起主要作用的是对盐度的忍受性。

图 8.7 说明与河口有关的淡水、半咸水和海洋动物的典型分布和相对多样性。基本上，河口支持着一个海洋动物区系，但海洋种类的数目随盐度的下降而减少，种类的性质也有变化，从狭盐性至广盐性种（参看 2.3.2）。大多数生活于河流中的动物不能忍受＞0.5 的盐度，它们不会越过向海面河口

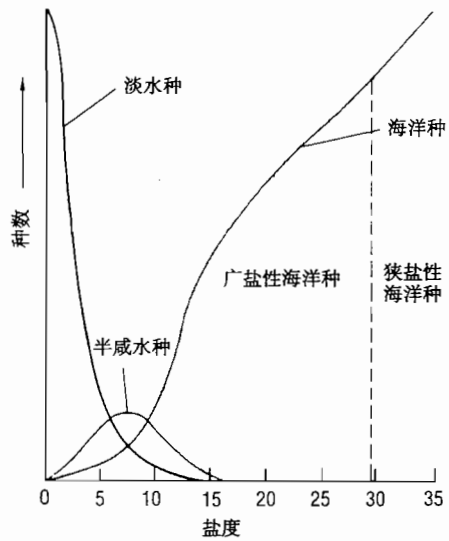


图 8.7　淡水、半咸水和海洋动物相对于盐度的理想化的分布模式（种的数目为相对单位）

的最上段。只有几种淡水生物(**寡盐种**)可生活在盐度 0.5 至 5 的范围内;这些主要包括各种昆虫的幼虫,寡毛类蠕虫,腹足类软体动物和某些鱼类像刺鱼类。局限于盐度为 5～20 半咸水河口条件的种相对要少,而且大多数是由海洋同类演化而来。广盐性海洋种类构成了生活在河口区大部分种,它们的分布从海洋一直延伸到河口中心区。狭盐性海洋种不能忍受<25～30 的盐度,它们大多不出现于河口。某些鱼类(如鲑鱼,鳗鲡)是河口的瞬时性栖息者,从大海到河流和湖泊或相反(参看 6.6.1)。总之,与邻近水生环境相比,河口的种类要少,但单一种的丰度以及生物量往往明显地增加。

通常,海洋种侵入河口的程度,或相反,淡水种侵入河口的程度,是由潮汐变化的速率和幅值来决定的,而不是由盐度梯度决定的。即在潮汐变化小且盐度梯度相对稳定的河口,海洋种进一步向上游侵入,而淡水种十分接近海洋。在盐度变化最大的河口段种的数目最少。最后,河口底栖种的分布同时受到沉积物类型的控制。

问题 8.5　相对于邻近的水域环境,河口区为什么物种的多样性下降,而个体数目和生物量却增加?

8.6　珊瑚礁

珊瑚礁以其独特的绚丽多采而闻名于世,也许它们是最多样性的,生态学上最复杂的海洋底栖群落。它们的独特之处在于,珊瑚礁整个是由属于腔肠动物门(看表 7.1)的某些珊瑚的生物学活动而形成的。这些热带珊瑚礁是在长久的地质年代中,由珊瑚分泌的巨量碳酸钙的沉积形成。这些是最古老的海洋群落之一,其地质年代可追朔到 5 亿年之前。

8.6.1　分布和限制性因素

全球活体珊瑚礁的面积约为 600 000 km^2,或世界大洋面积的 0.2%略少一点,约占 0～30 m浅海面积的 15%。最大的珊瑚礁是大堡礁,它沿澳大利亚东海岸伸展长达 2 000 km 多,宽达 45 km。珊瑚礁独特地以 20 ℃等温线为界,因此实际上它局限于热带(图 3.10)。造礁珊瑚不能耐受<18 ℃的水温,最佳生长一般出现在 23～29 ℃,尽管某些珊瑚可耐受 40 ℃的温度。许多其他的生理需求进一步限制着造礁珊瑚的分布。它们需要盐度为 32～42 的高盐水。高的光强对造礁珊瑚也是需要的(下面将解释其原因),这就使珊瑚限制在真光带。即使在热带清澈的寡营养海水中,大多数造礁珊瑚种生活在水深不到 25 m 的浅海中。最低的潮面限制着礁体的向上生长,因为珊瑚在空气中暴露几个小时就会被杀死。在混浊的水内,珊瑚也不存在,因为它们对高浓度的悬浮物和下沉的沉积物很敏感,因为这会使它们窒息并睹塞它们的滤食机制。高浊度因降低了光的穿透深度也会影响造礁。新的珊瑚起初是由于季节性珊瑚幼虫附着在硬基底上形成的,由此,珊瑚始终是在大陆或岛屿的边缘上发育的。

问题 8.6　参看图 3.10(a)你能解释为什么珊瑚礁通常在美洲和非洲西海岸 30°S 和 30°N 处不存在?(b)在南美的东北沿海,亚马逊河和奥里诺科河口向北,是什么因素阻止了珊瑚礁的形成?

8.6·2　珊瑚礁的结构

珊瑚与底栖海葵(两者都属于珊瑚虫纲)亲缘关系密切,与浮游的水母、底栖的海洋水

螅虫和淡水的水螅关系稍远一些。并非所有的珊瑚都能造礁，有些珊瑚是单体或群体动物，能生活在世界大洋的较深处和(或)冷水处。造礁石珊瑚是群体动物，每一块珊瑚礁由数十亿的称作水螅体的细小个体组成(图 8.9)。每一个水螅体都分泌一个碳酸钙的外骨骼围绕着它的身体，一般身体的直径约在 1～3 mm。每一个水螅体具有许多触手，上面分布着成排的刺细胞(参看 4.2 节)，这些刺细胞用于捕获猎物和进行防卫。水螅体通过无性分裂或芽生产生大量的群体。借助内部组织的延伸，群体的所有水螅体相互连接。珊瑚也进行有性生殖，产出浮游性幼体，然后扩散、定着并建立新的群体。

一个珊瑚群体大小差别很大，有的重达几百吨。群体的形状，不管它是分枝的，块状的，叶状的或褶层状，依种而异，同时也取决于珊瑚所栖息的物理环境。同一种珊瑚当它长在向波浪或隐蔽条件时，以及生长在浅水或较深水时，它的形状十分不同。

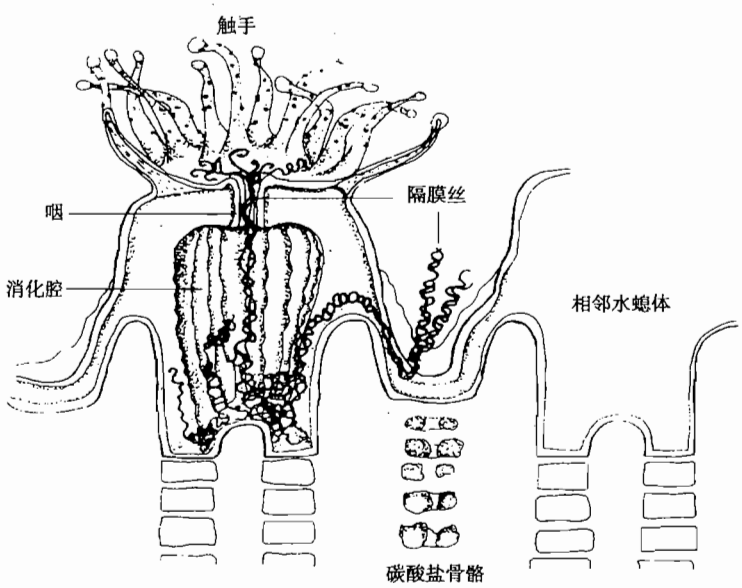


图 8.8　一个珊瑚水螅体的形态结构。动物基本上呈收缩的囊状，位于一个碳酸盐骨骼里。中央的口被 6 个或 6 的倍数的触手围绕着，触手上具有成排的刺细胞。细小的动黄藻生活在中央消化腔的衬层细胞内。每一个水螅体都分泌一个放射状排列的垂直板组成的保护性碳酸盐外骨骼；当它向上生长时，水螅体将新的碳酸盐层沉降到它的下面。

8.6.3　多样性

珊瑚礁上生命的多样性极其丰富。图 8.9 只给出了珊瑚礁动物区系中很少几个占优势的类型。大堡礁由大约 350 种硬珊瑚组成，上面栖息着 4 000 多种软体动物，1 500 种鱼和 240 种海鸟。此外，有更多的大型底栖动物种，且微型和小型动物的数目尚未见报道。在珊瑚礁生态系统中，几乎可以找到所有门和纲的代表种。印度-太平洋的珊瑚礁种类有高度的多样性，整个地理区至少有 500 个造礁珊瑚种。相比，大西洋珊瑚礁种类贫乏，只有大约 75 种造礁珊瑚。与珊瑚有关的其他动物类群的种数，通常在大西洋部分比印度-太平洋

也要少。据估计，珊瑚礁区软体动物的种数，在太平洋大约是 5 000 种而大西洋为 1 200 种，鱼类种数分别为 2 000 和 600 种。物种多样性的差异可能来自海洋的年龄，及珊瑚礁演化所经历的地质年代的差异。地质上，大西洋是比较近代的海洋，同时，它的珊瑚礁也经受着冰期比较严峻的考验。大多数大西洋珊瑚礁只有 10 000～15 000 年的历史，这一时期相应于最后一次冰川时期。相反，大堡礁大约有 200 万年的历史，某些太平洋环礁可追朔到 6 000 万年以前。

珊瑚礁本身为许多植物、无脊椎动物和鱼类提供了食物和隐蔽所。对固着的种，珊瑚礁提供了附着的场所。珊瑚礁石灰岩表面的不规则性创造了各种各样的微生境，像罅隙和隧洞，这些又为珊瑚礁生态系统动物区系的多样化提供了条件。珊瑚头之间也累积形成了乱石和砂粒区，这些沉积型需要不同的适应并发展了与硬基底珊瑚礁不同的群落。由于波浪、深度和潮汐暴露等的物理差异，一种珊瑚礁也区分为不同的区，大量不同的生境是支持着珊瑚礁许多种类的主要因素。

珊瑚水螅体通常在珊瑚礁的活物质生物量中占优势，但其他一些珊瑚礁生物对碳酸盐的珊瑚礁结构也有作用。这些包括硬的珊瑚状的红藻，它以薄层的形式生长在珊瑚礁的表面。这些薄壳状的藻类沉淀 $CaCO_3$ 并把珊瑚礁碎片胶合在一起。有些绿藻也分泌碳酸盐，其他一些绿藻没有这一功能。除了薄壳状的藻类以外，有一些直立的底栖藻类，还有些生活在珊瑚礁网络的空间内。海草也时常生长在珊瑚礁内或周围的砂质区。所有这些植物都为草食性的无脊椎动物种类和鱼类提供了食物。然而，一般说来，海藻是珊瑚礁中不明显的栖息者，直观的印象是动物种类占据优势。

除了造礁的石珊瑚以外，其他类型的腔肠动物是珊瑚礁的重要成员(看图 8.9)。这些包括几种类型的非造礁珊瑚，包括火珊瑚、管珊瑚和软珊瑚。海鞭和海扇也是习见的珊瑚礁栖息者；它们与石珊瑚亲缘关系密切，具有钙质骨针构成的内骨骼。珊瑚礁群落中其他一些重要的无脊椎动物类群包括棘皮动物(海星、海胆和海参)、软体动物(帽贝、腹足类和蛤类)、多毛类蠕虫、海绵和甲壳类(包括刺龙虾和小虾)。有些无脊椎动物呈簿壳状，像苔藓虫，有些建造钙质的管子，像某些多毛类蠕虫有些腹足类将管状的贝壳附着在珊瑚礁上。所有这些活动有助于将石灰岩的珊瑚礁粘合在一起。在太平洋，属于砗磲属的巨大的蛤类也是珊瑚礁重要的结构成分(图 8.9)。这些软体动物对珊瑚礁生态系的生物量贡献很大，因为它们的长度可超过 1 m，重量超过 300 kg。

鱼类组成了珊瑚礁生态系中占优势的脊椎动物。许多珊瑚礁鱼色彩鲜艳、外形独特。大约 25%的世界海洋鱼类种数仅分布于珊瑚礁区域。这些多样性的鱼类表明了高度的摄食特化和食物选择。某些是草食性者，啃食海藻或海草；有些特化成浮游生物的滤食者；有些是食鱼者或珊瑚礁无脊椎动物的捕食者。鱼类不仅在啃食和捕食中起重要的生态学作用，而且这些鱼类的粪便是珊瑚礁生态系统重要的营养源。

极大量的珊瑚礁种类和珊瑚礁上生命的丰度，导致种间和种内为有限资源而进行的激烈竞争。在许多珊瑚礁中观察到的高度的食物特化，是珊瑚高度物种多样性的一种反映，每一种可获的食物源都被充分利用了。为空间的竞争也十分激烈，每一个微生境都被适应这一特定场所的生物占据着。实验研究显示，某些珊瑚种的隔膜丝(图 8.8)含有能杀死邻近群体水螅体的物质，因此，攻击性但生长缓慢的珊瑚可免遭被相对较小攻击性但快

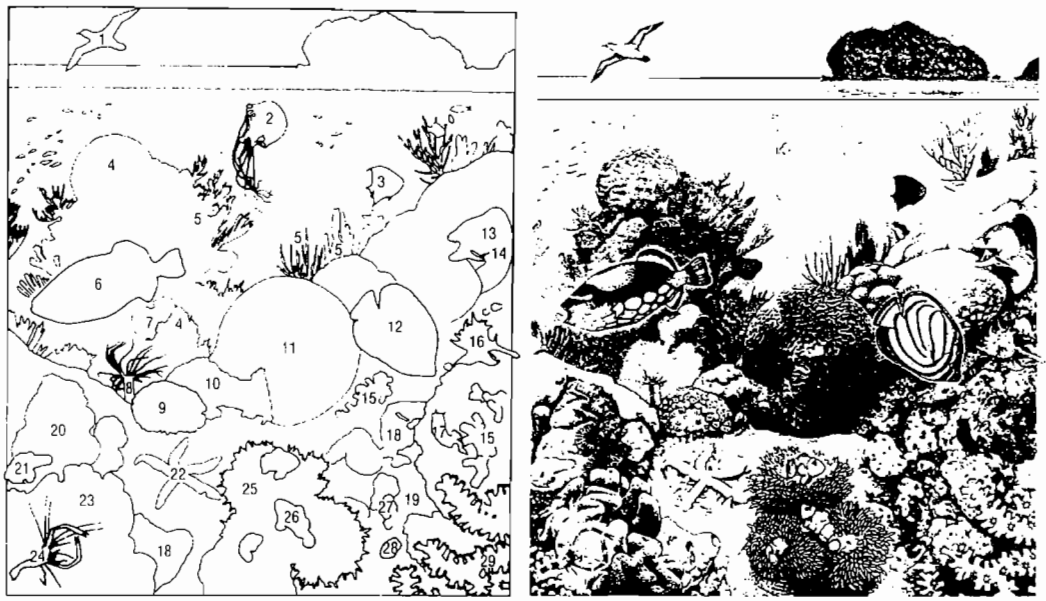


图 8.9　一个珊瑚礁生境，图解提供多样性的珊瑚礁生态系统中的代表种类。1. 海燕；2. 水母；3. 观赏鱼；4. 叶状珊瑚；5. 柳珊瑚；6. 鳞钝科鱼类；7. 海扇；8. 管海葵；9. 石珊瑚；10. 苔藓虫；11. 脑珊瑚；12. 蝴蝶鱼；13. 摩拉鱼；14. 清扫鱼；15. 管珊瑚；16. 后鳃类软体动物；17. 海蛞蝓；18. 海绵；19. 群体海鞘；20. 砗磲；21. 拟雀鲷；22. 海星；23. 软珊瑚；24. 清洁虾；25. 海葵；26. 小丑鱼；27. 蠕虫管；28. 宝贝；29. 海扇（柳珊瑚）

速生长的种类所覆盖

8.6.4　珊瑚礁的营养和生产力

建造珊瑚礁的珊瑚也称作**造礁珊瑚**(hermatypic)。它们以有特殊共生的某些藻类的组合而有别于**非造礁珊瑚种**(ahermatypic)。每一个造礁珊瑚水螅体都含有大量的光合作用的甲藻，称作**虫黄藻**(zooxanthellae)。它们是自由生活甲藻的营养体型；当在实验室条件下培养时，它们发育成与浮游性甲藻等同的可动的有鞭毛的形状(参看 3.1.2 节)。所有珊瑚的虫黄藻属于一属，*Symbiodinium*，对特定的珊瑚种类具有不同的种或品系。虫黄藻生活在珊瑚虫消化道的衬层细胞内，数量可达每立方毫米珊瑚组织 30 000 个细胞。在受到胁迫的环境条件下，共生藻类从珊瑚虫中被排除。由于珊瑚虫的色彩多半是由虫黄藻而产生的，故这一排除行为被称作“漂白”。

海藻-珊瑚的关系是彼此互利的。珊瑚为海藻提供了保护环境，同时也提供了藻类光合作用所必需的某些化学物质。珊瑚的呼吸产生了 CO_2，无机营养盐(氨、硝酸盐和磷酸盐)存在于珊瑚排除的废物中。另一方面，海藻产生了氧并清除了废物；但最重要的是，它们将光合作用的有机产物，从海藻转移到宿主。这些化学产物包括葡萄糖、甘油和氨基酸，所有这些化合物均被珊瑚水螅体用于代谢，或转换成珊瑚体所需要的蛋白质、脂肪和碳水化合物。共生的海藻也加强了珊瑚合成碳酸钙的能力。实验时，当虫黄藻从珊瑚体中被排

除，或珊瑚被放在荫处或黑暗处，钙化率明显地减慢。光合作用固定 CO_2 及 CO_2 固定作为 $CaCO_3$ 这两个相互依赖过程之间的关系是复杂的，尚未被充分了解。然而，与甲藻共生的组合解释了为什么造礁珊瑚需要清澈、透光的海水。这一组合也导致在日光足够的区域内为空间的激烈竞争，以支持虫黄藻。

问题 8.7　任一种珊瑚都能生活在真光带以下吗？

珊瑚与虫黄藻的共生关系能保持很长时间和距离，因为珊瑚虫从亲体的水螅体释放之前藻类就已经存在于珊瑚的幼体内。然而，这种关系并非珊瑚独有。虫黄藻也出现于其他的珊瑚礁的栖息者体中，包括其他大多数种类的腔肠动物，某些海鞘，某些贝壳退化的腹足类和大砗磲。

藻类和珊瑚或其他无脊椎动物的共生关系，导致珊瑚礁内的营养盐循环对维持寡营养水域珊瑚礁的生产力至关重要。

共生藻类不能满足其宿主全部营养需要，然而，所有与虫黄藻共生的动物也能以其他方式适应其自身的营养需要。珊瑚是真正的肉食者，利用刺细胞捕捉浮游动物并麻痹其他捕食者。许多珊瑚种也能摄食悬浮颗粒，分泌粘液网或粘液丝以缠绕食物，借助成排的纤毛摆动而将其吸入口中。这种纤毛-粘液的摄食机制扩大了潜在的食物粒径，甚至包括细菌。珊瑚也能直接吸收溶解的有机质。

对一特定的珊瑚种的营养而言，虫黄藻相对于捕捉颗粒食物的重要性，多半取决于特定的种类，并受到由虫黄藻产生并转移至宿主的特定化合物影响，同时也受到各种环境参数影响，如深度、光强及浮游动物的丰度等。

8.6.5　生产力估算

珊瑚礁系统的初级生产主要来自附着于礁上或与礁有关的底栖藻类、悬浮的浮游植物和生活在珊瑚礁体内部的虫黄藻。初级生产者的这种生态学分流使得准确地估价初级生产力极其困难，因为对每一初级生产者的测量要使用不同的技术。除了浮游植物以外，估价初级生产者的生物量也十分困难。为此，需要测量珊瑚水螅体中植物和动物的比例，及各种类型底栖藻类对整个珊瑚礁生物量的贡献。除非进行这类测定，否则初级生产者营养阶层的大小仍然是个未知数。

有关珊瑚礁生产力的研究指出，初级生产力的大小量值范围是 1 500～5 000 g C m^{-2} a^{-1}，事实上，它们代表着任一自然生态系统的最高初级生产率。然而，供给这一初级生产的许多营养盐是被再循环的(即，f－比 <0.1，参看 5.5.1)。初级生产者和优势动物种之间的共生，加之营养盐免于被冲洗，是生物生产力的优势控制特征，就像在深水中的嗜硫群落，这一部分将在 8.9 节中予以介绍。

珊瑚礁的净初级生产力比预料的要低，因为初级生产者的呼吸消耗大，总初级生产与呼吸之比(P/R)一般在 1.0～2.5。与此相比，正常浮游植物 P/R 比大约在 10。此外，珊瑚礁的食物链比上涌流区要长的多(参看方程 5.2)，因此，通过整个生态系统的呼吸消耗要大的多。这导致相对于高的初级生产力而言，出现较低的顶部捕食者生产力。

8.6.6　珊瑚礁的形成和生长

在 1830s“贝格尔”号的航行中，查尔斯·达尔文观察到有 3 种基本的珊瑚礁类型，并提出与这三种礁型相联系的珊瑚礁形成的假设。下面概述了他的理论并在图 8.10 中说

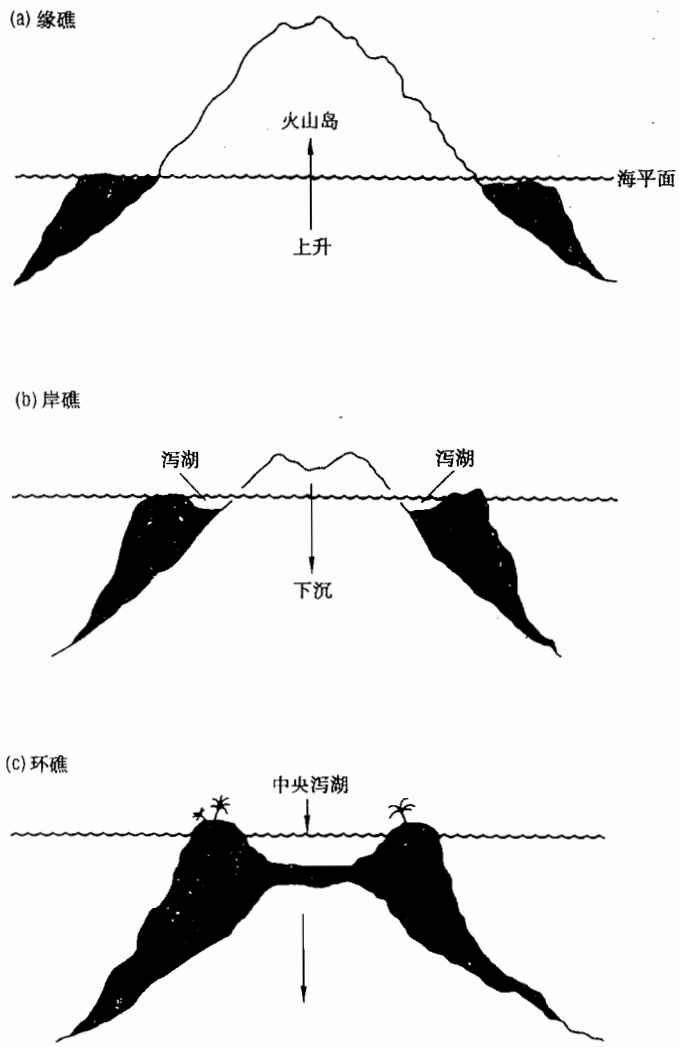


图 8.10　按照达尔文的下沉理论，环礁的形成图解

明。

珊瑚礁形成的最初阶段是由自由游泳的珊瑚幼虫，附着于岛或大陆的水下边缘开始的。随着珊瑚的生长和扩展，**缘礁**(fringing reef)形成作为 1 条带沿海或环绕海岛。这种类型的珊瑚礁在西印度群岛(加勒比海)占优势。这也是形成环礁的第一阶段。

若缘礁紧连在正缓慢下沉的火山岛或陆地，当珊瑚继续向上生长时，则**堡礁**(barrier reef)最终形成。堡礁与陆地之间是深水的泻湖。澳大利亚的大堡礁是堡礁中最有名的，实际上它是许多珊瑚礁的集合体。

环礁是这一地质过程的最后阶段。当火山岛下沉至海平面以下时，珊瑚礁环绕中央的

泻湖呈环状升起。珊瑚的连续生长维持着环礁，但无风浪的海况及由此增加的中央泻湖的沉降，阻止了这一海域的珊瑚发育。整个南太平洋海域分布着数百个环礁，它们全部远离陆地但与水下的**海山**相连接(这是来自海底的一种火山隆起)，随年龄而下沉。

达尔文关于环礁形成的理论，直到本世纪 50 年代，在环礁表面下钻探数百米遇到火山时才被证实。淹没在海表面较深处的海山，及其仍旧与浅水珊瑚遗迹的连接，进一步支持了达尔文的一这假说。

问题 8.8　排除污染的影响，你能找出位于陆架沿海的堡礁和大洋中部环礁之间总生物生产力的差异吗？差异的原因是什么？

珊瑚礁发育的速率取决于珊瑚水螅体的生长率(芽生)和钙化，及与石灰岩构架破坏率之间的平衡。珊瑚当每一个水螅体在其自身沉积新的碳酸盐层时，总是朝着光线向上生长(图 8.8))。珊瑚骨骼的生长，在阳光下要比暗处快的多(由此，在浅水要快的多)，毫不为怪，若虫黄藻的光合作用因海水富含沉积物或化学物而减少时，则珊瑚的生长率也会下降(参看 8.6.4 节)。珊瑚的生长率也随着年龄和群体的增大而下降。通常珊瑚被看做是生长缓慢的，实测的生长率通常在〈1～10 cm a^{-1}之间。

然而，个别珊瑚种的生长率不能代表着整个珊瑚礁系统的生长率。部分原因是，不同的珊瑚种有不同的生长率，同时，珊瑚的生长和扩展受到许多其他因素的调节，如捕食与其他种为空间的竞争以及光强等等，而且，石灰岩构造受到生物活动和物理事件(看下述)的连续破坏。连续数年对珊瑚礁地形变化的测量，可估算其总珊瑚礁生长，也可由珊瑚礁石灰岩沉积的地质信息进行测算。对珊瑚礁所做的这些净垂直向上生长的测量变化很大，从每年几个毫米到有利的条件下每 11 年 30 cm。

为获得整个珊瑚礁系统生长率的可靠估价，同时也需要了解某些破坏珊瑚礁的因素和石灰岩的分解率。珊瑚礁受到波浪和海流的物理侵蚀，热带风暴会带来广泛的破坏。珊瑚礁也受到连续的生物侵蚀，或珊瑚礁栖息者对碳酸钙的分解。某些珊瑚群落中的生物，借助化学溶解或机械摩损，使礁穿孔而除掉一部分珊瑚骨骼；这些种包括一些海藻、蛤类、海绵、海胆和多毛类蠕虫。某些动物(如草食性嫁椭和蜗牛、鹦鹉鱼)在摄食时会不经心地除去一部分珊瑚骨骼。沉积食性者如海参摄食珊瑚的小碎片，因而使珊瑚碎片进一步变小。这些破坏活动最终会将分解的珊瑚礁物质变成细粒状的碳酸盐砂。波浪和海流会将很大一部分细颗粒碎屑冲刷走，但仍有一部分残留在珊瑚头的凹处。

8.6.7　珊瑚礁的分带图型

所有的珊瑚礁，因海底地形和深度以及不同程度的波浪作用和暴露，呈现分带图型。分带图型因地点和珊瑚的类型而异，环礁的分带最复杂。图 8.11 和下面的讨论，将说明主要的划分，依地点，不同的带又可再划分多达十几个亚带。

礁坪(后礁)位于珊瑚礁隐蔽的一侧，由岸边或岸线一侧向礁冠延伸。这一部分的深度只有几个厘米到几米，在低潮时，大部分会暴露出来。礁砰的宽度从几十米到几千米。底质由珊瑚岩和松散的砂组成。海草床经常由砂质地产生，习见藻类为薄壳状和丝状型。由于水很浅，这一区域的温、盐变幅最大，但可免遭破碎波冲击的破坏。水循环减弱、沉积物的累积及周期性潮汐的出现综合在一起，限制着珊瑚的生长。虽然除了邻近向海的一侧之外，这一带的活珊瑚稀少，但这一区域众多的微生境支持着珊瑚礁生态系中大量物种的存

在。在可见的大型动物中，软体动物、蠕虫和十足目甲壳类时常占优势。

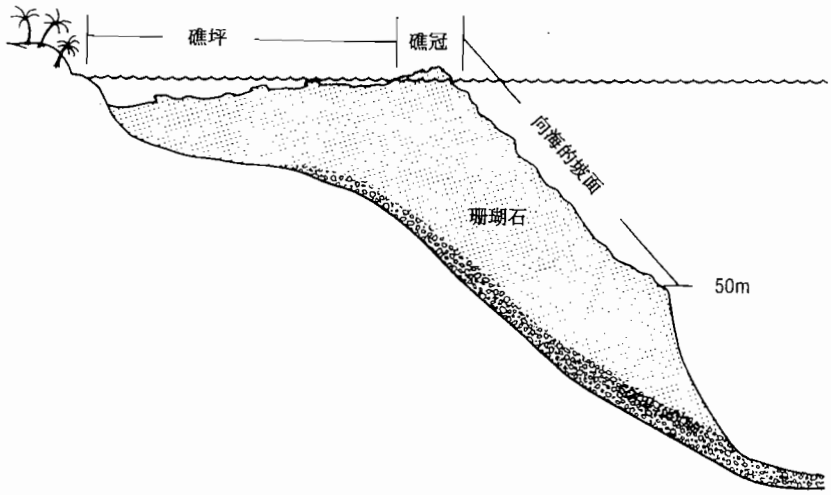


图 8.11　典型的加勒比海缘礁横切面的模式图说明主要的生态带

礁冠(海藻脊)位于珊瑚礁的外侧，碎波线标志着它暴露的向海的边缘一侧。如它的名字所示，**礁冠**是珊瑚礁的最高点，低潮时暴露。这一带的宽度从几米到几十米，在某些地区，薄壳状的珊瑚藻占优势；在另一些珊瑚礁，褐藻占优势。在波浪作用强烈处，活珊瑚十分稀少；通常只有一二种厚实的珊瑚种在这一地区占优势。

最外面**向海的斜坡**(也称作前礁)从低潮一直延伸到深处。这一带的顶部在礁面上贯穿有深沟，来自珊瑚礁的水流和碎屑沿此深沟而过。这里大型珊瑚占优势且有许多大型鱼类。数量最多的珊瑚物种出现在 15～25 m 深处，然后随深度快速下降。在 20～30 m 深处，几乎没有波浪的作用，光强减弱到表面强度的 1/4 左右，这里的珊瑚是一些小型分枝的种类。在 30～40 m 深处，在平缓的坡面上有沉积物的累积，珊瑚呈斑块状分布。海绵、海鞭、海扇以及非造礁珊瑚逐渐增多，并在较深的暗处逐渐取代造礁珊瑚。在 50 m 深处，坡面陡峭而入深水中。在太平洋造礁珊瑚的深度限制大约在 50～60 m 深处，而在加勒比海大约在 100 m 处，这种差异与光的穿透有关。

8.7　红树林沼泽

红树林沼泽也称作“**mangals**”，是覆盖热带和亚热带海岸线 60%～75%的习见景观。这些林丛灌木植根在潮间带上层的软泥底。它们创造了一种类似于盐沼的一种海洋系统，即具有地上植物生物量，又包括了陆生种和海洋种。广盐性的植物构成了这一特有的群落，能耐受广幅的盐度变化，分布于完全的咸水中，也进入河口，但它们局限于几乎没有波浪作用的受到保护的沿岸。红树林的分布与珊瑚礁的分布相交叉，但向亚热带扩展，在许多海域，红树林沼泽接近受堡礁保护的海岸线。

8.7.1 什么是红树林?

"红树林"是指各种各样的树木和灌木,分属于 12 个属近 60 个种的一类显花陆生植物(被子植物)。优势属包括 *Rhizophora*、*Avicennia* 和 *Bruguiera*。它们的共同特征如下:

1.)它们是耐盐的,生态学上只局限于有潮汐的沼泽地。

2.)具有气生和浅表性的根系、盘根错节遍布在软泥底(彩图 38)。软泥底缺氧,气生根使植物直接从空气中获得氧。许多红树林种类还从树干上或树枝上向下生出特殊的支撑根用作辅助支持。

3.)红树林有特殊的生理适应,以防止盐分进入它们的组织,或使其自身分泌多余的盐分。

4.)许多红树林植物是胎生的,产生的种子在树上萌发。幼年的植物从树上落入水中,漂浮的植物通过水的运动而扩散。图 8.12 图解说明这些长命植物的生活史。

某些印度—太平洋海域的红树林可拥有 30 或更多的红树林种。大西洋地区要少的多;在美洲新大陆总共有 10 种,例如在佛罗里达的红树林沼泽只有 3 种。

8.7.2 红树林沼泽的生态学特征

红树林物理环境的特征是,盐度和温度波动大,同时也受到强烈的潮汐作用。交换的水流把营养盐输送至红树林区,同时将产生的物质带走。潮汐的运动也导致进入潮汐区的动物,如鱼和虾,被带进和带出。生活在潮间带上层的动物经受最大的环境变化及干燥的潜在威胁。然而,动物和植物适应于潮汐诱发的波动,最大的红树林沼泽也正处于潮汐涨落最大的海域。

红树林见于几乎没有波浪作用的地区,盘根错节地植物根系进一步减少了流速。导致悬浮的沉积物和有机质(特别是树叶)被收集并沉降至底部形成黑色软泥。由于高度的细菌活性和细颗粒沉积中的水流不畅,沉积物趋于无氧状态。

从红树林区向海的一侧到陆缘,可看到从海洋向陆地条件的进一步转变。依据至少部分是它们各自对盐度的耐受性,对不同的红树林树种有相应的分带。

生态学上,红树林群落可以划分为(a)潮上带森林,(b)潮间带沼泽,(c)浸水的潮下带生境。这些特色不同的分带支撑着下述独特的不同种组的集合。

由红树林的树干和叶冠形成的**潮上带森林**是陆生种类所栖息的树栖环境。鸟、蝙蝠、蜥蜴、树蛇、蜗牛、陆地蟹和红树林蟹、蜘蛛和昆虫均属这一环境的习见种类,其中以昆虫的多样性最高,数量也最多。鸟和蝙蝠多半以昆虫为食,或摄食鱼类,以小鱼为食。蟹类系食碎屑者或杂食者,或低潮时以海洋生物为食。在某些地域,家畜(牛、山羊或骆驼)以红树林树叶为食。佛罗里达红树林的研究表明,非哺乳类的陆生啃食者消费掉整个叶片生产量的 5%,其余的生产量以碎屑的形式进入水生系统,成为海洋食碎屑者,或者鱼类或者无脊椎动物的可用性食物。

潮间带沼泽提供了各种各样的基底和不同的微生境,支持着更加多样化的海洋生物群落。某些生物附着在红树林的根部,而另一些栖息在泥滩的内部或表面上。藤壶和牡蛎是最引人注目的附着于树根上的动物,其中牡蛎是群落生物量最优势的成分。一些等足类在支撑根上钻孔,致使树干折断,尽管这些活动对整个红树林沼泽的影响是很有限的。滨螺(蜗牛)爬行在潮间带上层的树根上,数量丰富。有些多毛类蠕虫也栖息在这些树根上,

一些管栖的种类附着在这些硬表面上。在这一区，蜗牛、线虫和多毛类的总丰度超过 5 000 m^{-2}。

潮间带泥滩是许多穴居招潮蟹的栖息地，海参在泥滩的表面也很习见。这两类动物都摄食碎屑。底栖红藻和绿藻也受到端足类和某些蟹类的摄食。泥底大眼弹涂鱼(*Periophthalmus*)经常出没于太平洋的红树林中，这种鱼穴居于泥中，但很多时间不在水中，利用变形的鳍在泥滩上爬行，其中有一种可在红树林的根上爬行。各种虾和鱼随着潮汐的涨落而出落于该区。

在潮间带沼泽，凋落的树叶是营养盐和能量的主要来源。许多栖息者是食碎屑者。一些种类通过滤食(如牡蛎)可除去悬浮的碎屑，另一些种通过沉积摄食(如穴居多毛类)，以沉积物中的有机质为食，还有些种，如蟹、虾和端足类，能用其螯状的附肢捕捉较大的碎屑颗粒。除了活的植物和动物组织以外，群落中大多数动物也以碎屑为食。

潮下带也分布着富含有机质的细颗粒的沉积物，也会出现一些斑块状的砂质沉积物。潮下带的红树林根系支撑着形形色色的附着植物和动物区系，如海藻、海绵、海鞘、海葵、水螅和苔藓虫。数量丰富并如此众多的种类拥挤在一起指明，在这一基底上为空间而进行的竞争是激烈的。在某些海域，乌龟草(海龟草属)是占优势的底栖植物，它可以稳定泥底。穴居动物(如蟹、虾、蠕虫)系常见种，它们的穴洞有利于氧气向底泥的穿透，因而可改善无氧的条件。这一带，鱼最常见，许多种类是浮游生物的摄食者。鱼以及蟹类、尤虾和小虾形成当地渔业的基础。

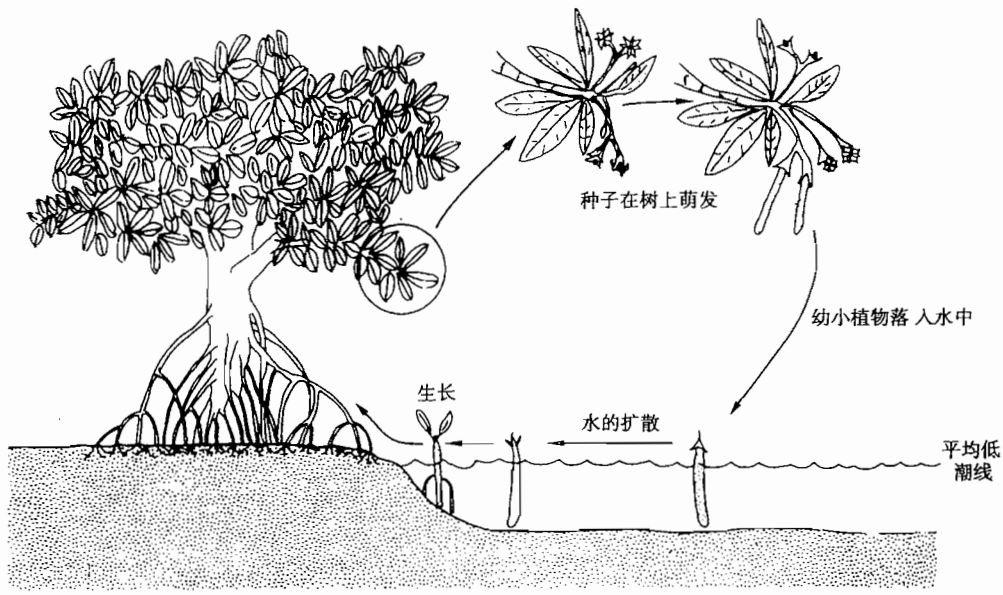


图 8.12　胎生红树林树种的生活史

该系统的初级生产者不仅包括红树林本身，也包括底栖海藻、海草和浮游植物。关于红树林生产量的研究很少，因为它的特殊环境，研究十分困难。然而，红树林沼泽富含再循环的营养盐，这一点十分清楚。尽管有大量的碎屑从红树林群落输出，红树林的根系也捕

捉富含有机质的碎屑并在沉积物中分解；然后，再生的营养盐被红树林的根系吸收。由此，红树林系统不单纯依靠周围寡营养海水中的溶解的营养盐。红树林也位于强光幅射区，高的营养盐加上高的光强产生高的总初级生产率。植物的呼吸有变化，可能与特定地点的盐胁迫程度有关系。然而，据估计，红树林沼泽对沿岸水的净生产输出在 350～500 g C m^{-2} a^{-1}。

问题 8.9　红树林沼泽的净初级生产力，与热带营养盐不足的大洋浮游植物的初级生产量比较如何？参看表 5.1。

8.7.3　红树林的重要性和利用

红树林是当地或邻近地区人民谋生的一条重要出路。树干本身传统地被用作燃料和木炭。木材具有抗水性，也用于构筑船只和房屋。树叶用做屋顶材料和充做牛羊的饲料。就连香烟的包装纸也取材于某些种类的年幼的、舒展的叶鞘。

大多数这类热带沿岸群落支持着持续性的渔业，不仅是鱼类如鲻鱼，也包括一些种群丰富的虾、蟹、双壳类和腹足类。所构筑的渔网和诱捕器，至少部分地取材于红树林的树叶，从红树林提取的丹宁用来增加渔网和帆布的耐久性。

在非商业方面，红树林也有着巨大的价值。在遭受严厉风暴潮的地区、红树林形成了一道保护屏障，使其免受风灾和侵蚀。在某些海域，红树林借助于捕捉和累积沉积物，因而有利于潮间带区向半陆地生境的转变。例如，在印度尼西亚，红树林以每年 100 m 到 200 m 的速度向海一侧扩展。红树林的根系对鱼类、虾、幼龄刺龙虾和蟹类的索饵场有保护作用。红树林冠层不仅供给许多树栖生物和海洋生物以食物（直接或间接作为碎屑），也用作热带各种鸟类的营巢地。

8.8　深海生态学

绝大部分海底永久性地浸没在潮汐作用的限度以下，相对潮间带而言，关于深海、深渊和超深渊的生命知道的很少（参看图 1.1）。当然，这是由于深海环境的直接取样和观察的困难。尽管使用深潜器或遥控摄像机可潜到几千米深处，但至今，在深海中实施数小时直接观察也不多见。关于深海生态学的大部分信息，是依据从船上取得的底栖样品，间接地分析推断而来。不管采用什么方法，在深海研究中，化费是一个限制性因素。少数几个国家和研究所将深潜器用于基础研究。拥有装备着深海取样设备的大型调查船的单位也不多。例如，从 8 000 m 深处拖网取得一个样品，需要很大的铰车，至少 11 km 长的钢缆，以便斜拖。使用这么长的钢缆采得一个样品，从下网、拖网到起网收回需要 24 小时。大型船只的化费每天超过数万美元，一个样品只含几个底栖动物，对多数海洋研究机构的经费预算是难以承受的。解决这一问题需要面对这一事实，即许多深海区动物并不很丰富。由此，理想的是要有大量的样品。然而，采集和观测的新技术，与已经分析的深海历史资料相结合，可使我们对深水底栖生物做出一个总的估价。

依据许多物理和化学参数，深海环境通常被看作是稳定的和均质的。水温一般很低（从－1℃到 4℃），盐度接近 35。溶氧含量也是稳定的，很少是限制性因素，紧接上涌流底下或某些水交换不畅的海盆（如南加勒比海的卡里亚科海沟）是个例外。源自陆地或浮游

生物尸体下沉的软泥沉积物，覆盖着大多数深海底。硬的基底主要局限于从海底隆起的洋中脊和海峰。相对于表面的海流，深海盆底部海流的运动是缓慢的(通常$<5\ cm\ s^{-1}$)，但比我们想像的变化要大。某些海域经受着持续达几周的深海风暴，其间底部海流速度加快，流动方向也会逆转。沿大陆边界运动的深海边界流可能达到$25\ cm\ s^{-1}$，这会导致沉积物的再悬浮，并由此影响沉积物的再分布。深海环境的有机质含量也会有季节变异性，这些有机质是由真光带下沉到海底的。

8.8.1 区系组成

在低温、高压和软底质占优势的黑暗环境中，可发现大多数动物门类的代表。然而，自“挑战者”号远征以来，就得知不同类型的底栖动物的相对丰度，随深度的增加而有变化。图 8.13 的资料来自本世地 50 年代北太平洋千岛—堪察加海沟的样品。如该图所示，在 1 000～2 000 m处海绵构成大型底栖动物生物量的优势成分。但在 2 500 m 以下海绵就很少。海星是直到 7 000 m 以浅的海沟群落的重要成员，至 7 000 m 就消失。然而，海参在深水区丰度增加；一种海参(*Elpidia longicirrafa*)构成海沟总生物量的 80%。

从全球看，在有机质相对丰富的 4 000 m 深处海底，海参的生物量往往占据优势。从数量上看，在广泛散布着的软底深海处，小型穴居多毛类占大型底栖动物的 50%～70%。小型甲壳类(端足类、等足类、异足类)也是习见的深海大型底栖动物，其次是软体动物(尤其蛤类)和各种各样的蠕虫(星虫、须腕动物、蠕虫、肠鳃类)。海蛇尾在有些海域十分丰富，如爱尔兰西部的珞卡尔海沟，海蛇尾占大型底栖动物数量的 60%。

某些动物类群在深海出现最大的丰度和多样性。在浅水习见的软体的海绵或钙质海绵，在深水则多半被具有硅质骨针的玻璃海绵所取代。深海的腔肠动物主要是由穴居的海葵，以及海笔和柳珊瑚为代表，在富营养水域，有足够悬浮物质可供取食的条件下，往往形成稠密的软珊瑚海床。在最大的深处可发现细长分枝的黑珊瑚群体。须腕动物主要是深水的类群，分布可至 10 000m 深处。某些螠虫在超过 5 000 m 处十分习见。某些螠虫体长可达 1 m，它们在有机物质丰富的沉积物中，密度很高，在大型底栖动物的生物量中占很大的比例。比较原始的海羊齿，即有柄的海百合主要局限于深海的生境。

底栖有孔虫和近缘的原生动物，巨大的衣笠虫(*Xenophyophores*)(参看 7.2.1 节)按丰度或生物量，在深水中占有重要位置。与浅水生活的具有钙质外壳的种类不同，深水的有孔虫具有蛋白质的由粘结的沉积颗粒组成的外壳或外骨骼。在某些海域，有孔虫的伪足覆盖了 30%～50%的海底，在阿留申海沟，有孔虫占小型动物的 41%。已知，在 1 000 m 以下几乎所有的深海盆均出现衣笠虫，它们的密度可达$20\ m^{-2}$，在南太平洋的某些海域，它们占整个底栖生物量的 97%。

某些动物类群在深海展示一种大型化的趋势(参看 4.4 节)；这些类群包括底栖有孔虫和衣笠虫以及某些端足类的种类，其长度可达 28 cm。然而，在某些类群会出现相反的趋势，即小型化。深海的小型动物与大型动物相比，数量占优势。线虫在海洋软底质到处可见，它构成深海小型动物的 85%～96%。猛水蚤桡足类和介形类也是习见的小型动物类群的成员，在深海带，底栖桡足类占小型动物的 2%～3%。异足虫在深海极其多样化，许多种属于小型动物范畴，在西北大西洋，它们的密度高达$500\ m^{-2}$。

某些动物类群在深水出现的很少。十足目甲壳类(如蟹、虾、龙虾等)、海葵和棘皮动物

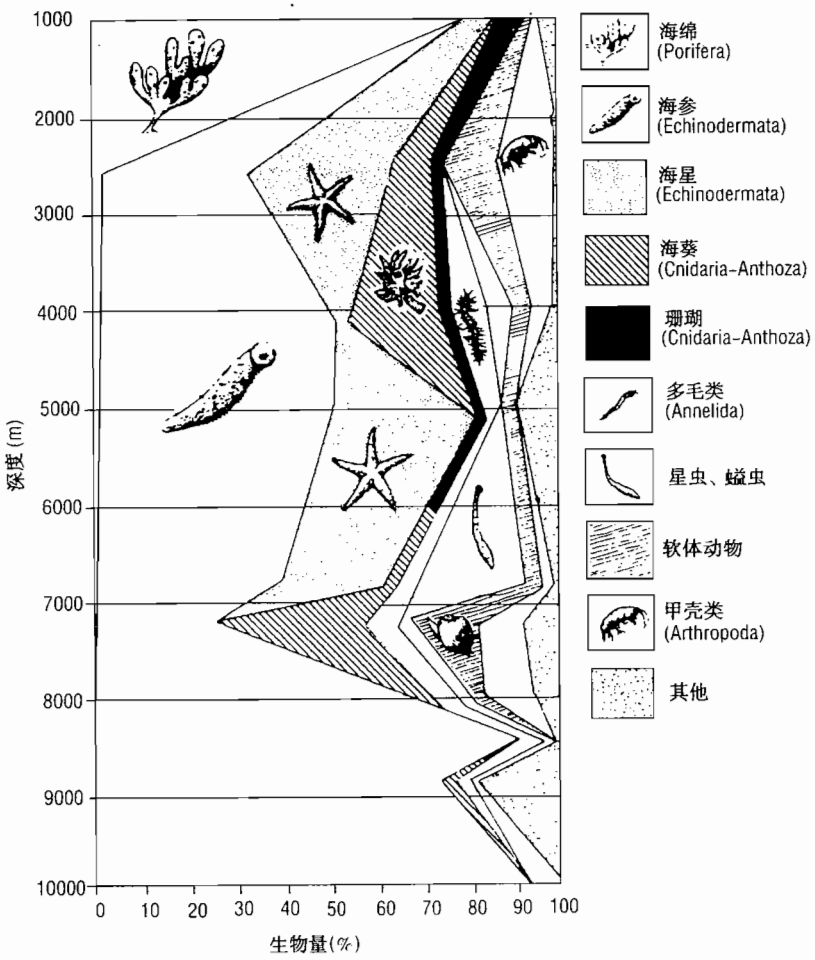


图 8.13　千岛—堪察加海沟不同深度下的大型底栖动物生物量，按不同类群计算的百分比

的海胆类在大约 6 000 m 以下不存在或不常见。在很深的水中，鱼类也很稀少。从千岛—堪察加海沟 7 230 m 处捕捉的鱼是最深的记录。这些概括多半依据刮泥拖网和底拖网的采集分析，这两种网具在岩石基底或相对陡峭的海沟使用是困难的，而且游泳动物都会回避它们。请勿忘记 J. 毕卡尔德和 L. 顿．沃尔斯两人合作利用深潜器实现了最深的潜水，在 10 000 m 深处观察到比目鱼和虾类；而用传统的渔具从这样的深度无法采到这两类动物。

问题 8.10　你能解释为什么大型海绵如此成功地出现在浅水区？又为什么海参在深水大型底栖动物中经常占优势？

某些深海生物的分布是世界性的，分布于各大洋；另外一些种只局限于相对小的海域。概言之，当水深增加时，种的地理分布范围受到限制。出现在大西洋 2 000 m 深处以下的种类，只有大约 20%同时分布在太平洋或印度洋。

在 6 000 m 以下发现的许多种是超深渊带的特有种，许多种只限于特定的海沟。表 8.1 列出了已知的超深渊带所记载无脊椎动物类群的种数，以及特有种所占的百分比。在有些太平洋海沟，特有种占底栖生物的 75%。高度的地方性指出，海沟基本上是隔离的生境，这里是新种繁衍的中心。

表 8.1　6 000 m 以下超深渊带动物种类数及其特有种的百分比

分类类群	超深渊动物种数	地方种百分比
有孔虫	128	43
海　绵	26	88
腔肠动物	17	76
多毛类	42	52
蠕　虫	8	62
星　虫	4	0
甲壳类		
藤　壶	3	33
涟　虫	9	100
异足类	19	79
等足类	68	74
端足类	18	83
软体动物		
无板类	3	0
腹足类	16	87
双壳类	39	85
棘皮动物		
海百合	11	91
海参类	28	68
海　星	14	57
海蛇尾	6	67
须腕动物	26	85
鱼类	4	75

无板纲软体动物（蠕虫状无壳软体动物）、肠鳃类和蠕虫时常在海沟有相对高的丰度，这些类群在其他海域很难找到。在阿留申海沟 7 000～7 500 m 处，大型动物各类群所占的优势度分别是：多毛类 49%，双壳类 12%，无板纲 11%，肠鳃类 8%和蠕虫 3%。

小型动物中底栖有孔虫占优势（41%），其次是线虫（36%）和猛水蚤桡足类（15%）。海沟的一些底栖动物呈灰白色，且无视觉能力，这与洞穴动物的特征类似。个体很大，也是某些超深渊等足类、异足类和糠虾的特征。

在深海富有机质的软底沉积物，沉积食性的底内动物占优势，按数量通常占区系组成的 80%或更多。在大西洋的一个地点，水深 2 900 m，60%的多毛类、90%以上的异足类，90%的等足类，50%以上的端足类和 45%的双壳类是沉积食性者。其他的类群，如海参和星虫也摄食碎屑和沉积物表面和下面的小型生物。由于底部海流一般是缓慢的，不扰动结实的沉积物，由这类动物所产生的地形特征可保持很长时期。粪堆、穴洞、活动痕迹和管道是深海遥控摄像机所记录的最常见的生物特征。

摄食悬浮颗粒的动物也出现在深海，但数量要少的多，且通常只局限于特定的地点。这是因为多数这类底上动物需要相对坚实的基底以便附着，并需要高浓度悬浮的食物颗粒。由此，许多类型的底上食悬浮物者（如习见的海绵、海葵、藤壶、贻贝），其丰度随水深和离岸距离的增加而明显下降。然而，它们在中洋海脊和海峰的岩石基底上十分繁茂，有些在深海的嗜硫群落中占优势（看 8.9 节）。依据沉积物中有机质的含量和悬浮食物颗粒的供给，沉积食性者和食悬浮物者的相对比例，在整个深海是不同的。

在讨论到深海底上动物的分布时，需要区别两种类型的悬浮物食性者。**主动悬浮物摄食者**（如浅海的海绵和海鞘），利用自身的能量泵吸水流通过滤食结构。这些动物在悬浮颗粒浓度很高，并足以补偿泵吸的能量化费的环境中是成功的。**被动悬浮物摄食者**（如海百合、某些多毛类和大多数腔肠动物如海葵和海笔）依靠外面的水流，将食物输送到在水流中摆动的摄食附肢。被动食悬浮者只在水流条件可以预见，且水流速度足够快以传送足够颗粒食物的环境下才是成功的。悬浮颗粒的浓度随深度而下降，但水流条件变的更加稳定。随着悬浮颗粒的减少，主动食悬浮者消失。深海中的大型滤食者是被动摄食者。取决于流速，水运动对海底的摩擦能引起底部水团的物理混合；这种**底栖边界层**由底部向上伸展几十米到数百米；这一层的湍流能导致底部沉积物的再悬浮；较重的无机颗粒仍然靠近海底，但悬浮的较轻的有机颗粒在海底上一定高度达到最大浓度。在出现中等强度的水流和沉积物再悬浮处，往往有最高密度的食物，这里恰好分布着典型的深海被动悬浮物食性者，如海羊齿（有柄海百合）和群体苔藓动物。与其浅海栖息的同类相比，这些动物时常有长的柄支持着它挺立于海底，以获得最充分的悬浮的有机颗粒。

某些深海类群的摄食机制，与浅海相近种类所使用的机制，有很大差异。例如，玻璃海绵体壁孔隙极多，水流可被动进入体内，也可借助主动泵吸把水流带入。在深海大约 9 000 m 处分布着一些小个体的海绵（属于 Cladorhizidae），至少它们中的某些是高度特化的肉食者，借助装备有钩状骨针的丝状体，被动地捕捉小型游泳的猎获物。浅海的海鞘是主动悬浮物食性者，许多是群体种类，而深海的代表种倾向于单体种类，借助在水流中张开的粘液网捕捉食物，以补充主动泵吸所获的食物。有些深海的海鞘甚至高度特化并成为肉食者。

除了沉积食性者和悬浮物食性者之外，深海食物链还包括许多食腐者。遥控摄像机记录到快速的移动，以此速度各种各样的游泳动物接近置放在深水海底的诱饵。这些动物包括巨大的端足类、等足类、鱼类和虾类。海蛇尾和某些多毛类是运动较慢的食腐者。在很深的海水中，严格的捕食者似乎廖廖无几。然而，深海底栖动物的饵料还不十分清楚；摄食类型通常是由解剖结构和胃含物分析推断而来。

8.8.2 物种多样性

许多类型的大型底栖动物(如腹足类、蛤类、多毛类蠕虫)和鱼类的物种数,随深度从大约 200 m 至 2 000 m 或 2 500 m 而增加,然而随着深度进一步增加,则物种数快速下降。依据这些观察,多年来认为,深海的物种多样性与浅海群落相比要低。然而,新取样工具,称作底上雪撬式拖网的开发和使用改变了这一观念。**底上雪撬式拖网**(图 8.14)用来采集和保留那些以前取样未能采到的那类小型动物。当这种网具首次在 60 年代使用时,有时,一次采集到的动物比以往 100 年来所有调查远征所采到的动物都要多。为进一步证实这种仪器的有效性,一篇文章曾报道,超过 120 个涟虫新种(小型甲壳类)被采到。显然,许多小型生物的多样性随深度而增加。例如,小型底栖桡足类的物种多样性增加至少可到 3 000 m处,底栖有孔虫的最大多样性出现在超过 4 000 m 的深处。

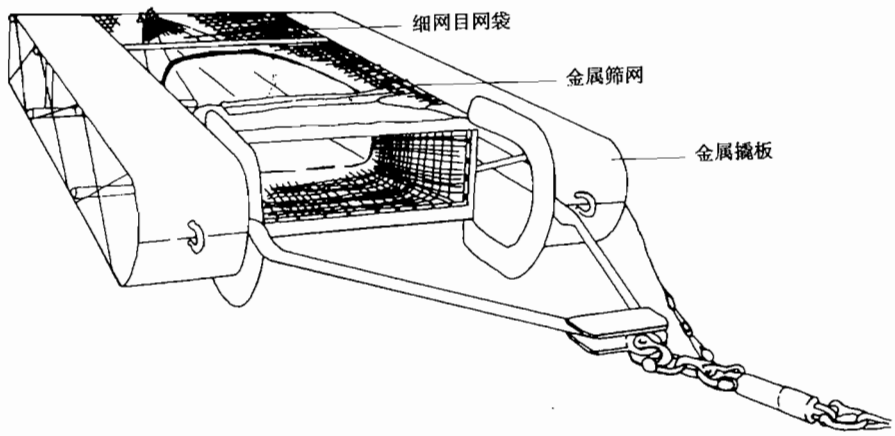


图 8.14 一种底上雪撬式拖网,用于采集生活在海底表面上的动物。网筛的孔径要小以确保小型动物的蓄留,当起网收回时取样器可被关闭以确保整个样品的保留。

目前已得到证实,深海有高度的物种多样性,特别是小型底内沉积食性者。当附加的样品从深海获得时,有更多的新种被描述,这一海域的更高的多样性似乎接近高度多样性的陆生环境,像热带雨林。某些学者估计,海洋底栖动物可能多达 100 万种以上,大多数生活在深海沉积物内。然而,物种多样性在不同的大洋区变化很大。例如,在北大西洋,物种多样性从热带向着北极区逐渐下降;但在南半球,威德尔海(南极的大西洋部分)的底栖生物多样性与热带区大致相当。依据表面水域初级生产力的水平,深海生物多样性也有变化。在某些海域,在上涌流区和高的表面生产力之下,底栖生物的多样性下降,可能是由于大量有机物质的分解,导致氧浓度下降的结果。

随着深海更多的海域使用日渐先进和完善的网具调查,显而易见的是,按照底质的特征和海流的状况,环境本身就比以前想像的要多样化的多。以微生境的形式而呈现的环境多样性(小的区域有着细微不同的环境特征)本身就会导致高度的动物多样性。实际上,深海底栖生物呈斑块状分布,已探测到不同的分类类群在不同的尺度上,从厘米、米到千米,

显示明显的集中。这类斑状分布强调，当估价深海动物的生物量和物种多样性时，获得有代表性的样品十分重要。

8.8.3 生物量

尽管深海的物种数很多，但占据着典型软质海底的群落特征是动物的低密度和低生物量。单位面积的底栖生物个体数（包括大型动物和小型动物），总体上随深度的增加呈指数下降，在较小程度上随着离岸的距离也出现同样的趋势。在中央的大洋涡旋下，大型动物的总密度为 30～200 m^{-2}。除了少数例外，优势的底内动物种倾向于小型和分散。在北太平洋中部，按数量小型动物和微型动物是底栖生物的优势类群，分别占 0.3%和 99.7%，按生物量分别占 63.8%和 34.9%。深海生物量值不包括较大型的底栖鱼类，因为按面积计算对它们捕获和定量都比较困难。把它们包括进来无疑会增加生物量值。

表 8.2 不同深度底栖动物的生物量平均值

深度范围 (m)	平均生物量 (g wet w m^{-2})
潮间带	3 000
200 以浅	200
500～1 000	＜40
1 000～1 500	25
1 500～2 500	＜20
2 500～4 000	＜5
4 000～5 000	＜2
5 000～7 000	＜0.3
7 000～9 000	＜0.03
＞9 000	＜0.01

表 8.2 给出不同深度带的平均生物量值。底栖生物量在真光带内的浅海沿岸区最高，在寡营养的中央的大洋区最低。请记住，世界大洋的平均深度是 3 800 m，大部分海底的活体生物的湿重不到 5.0 g m^{-2}。

然而，在一特定深度的底栖生物量，取决于沉降到海底有机物质的量而有变化。例如，在各个不同的海沟（深度均超过 6 000 m）生物量级不同就反映了这一点。海沟位于频繁的地震活动区，因而遭受到海底滑坡而引起的向海沟底壁的瞬时的高速沉降。这导致来自浅水的富含有机质沉积物的沉降，同时也带来底栖群落的埋置。靠近大型陆块的海沟当接受陆源化沉积物和有机质时，以及有机物质从上层营养盐丰富且具有高生产力的表层水下沉时，其生物量也会很高。在这种条件下，底栖生物量可达到 2～9 g wet w m^{-2}，如在北太平洋的千岛—堪察加海沟和南太平洋的南三明治海沟的 6 000～7 000 m 处。远离陆块且在寡营养的条件下（如马里亚纳海沟）生物量很低，约在 0.008 g m^{-2}。

从生物量值尚不能直接地估算底栖次级生产力，但许多深海种生长相对缓慢，而且它们的低生物量必定暗示其低的生产力。各种估算指出大部分深海底的年次级生产量位于

0.005～0.05 g C m^{-2}之间。

问题 8.11　与浮游动物生物量的垂直分布相比较，底栖生物量如何随深度而下降。参看 4.4 节和图 4.14。

8.8.4　食物源

除了深海热泉周围局域性的化能合成生产以外，在黑暗的海洋的深海区，没有初级生产。在深海既不是低温也非高压，而是食物的可用性，限制着底栖生物量。深海的食物链依赖于表层的生产量，真光带产生的有机质，只有一小部分(1%～5%)被转移到深海底。随深度的增加，转移的百分比也下降，因为从真光带下沉的有机颗粒在沉降到海底之前，要被摄食或腐烂分解。

各种各样的食物源都会从富生产力的表层水下沉，并因此成为深海底栖生物的可用性食物(图 8.15)。每一种食物源的相对贡献，取决于它们的下沉速率及在下沉过程中的消耗。

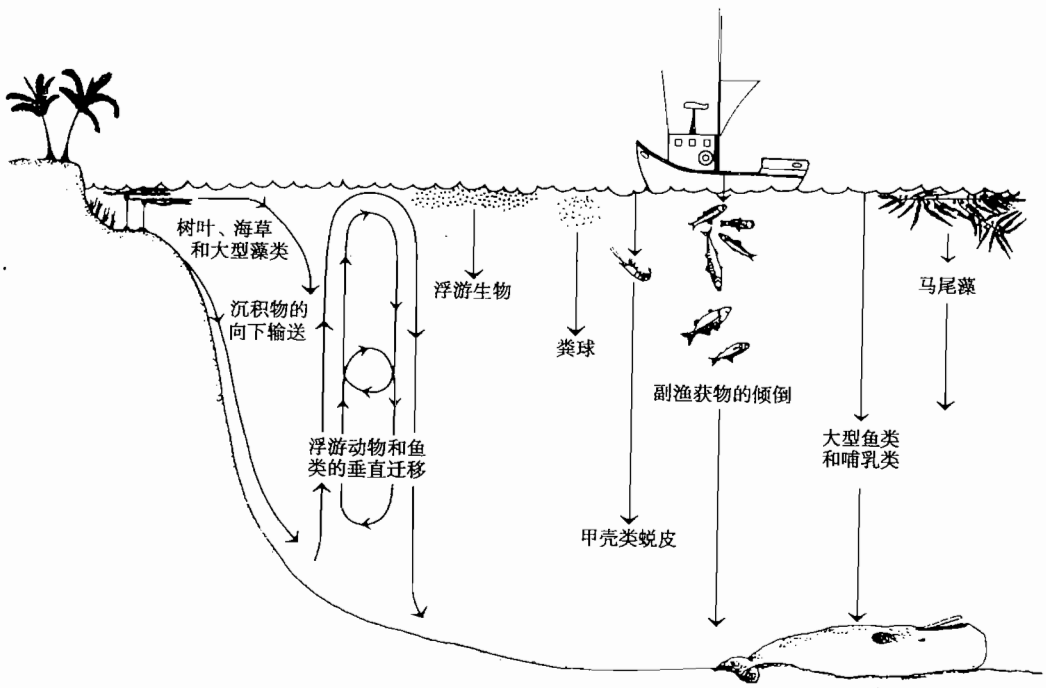


图 8.15　深海生物的潜在食物源

(1)**死亡的浮游植物、浮游动物、鱼类和哺乳类**。在许多海域，很大一部分浮游植物在真光带被草食性浮游动物所摄食。未被摄食的部分下沉十分缓慢，因为它的个体小，在很深的海域，在下沉的过程中，通过捕食、崩溃或分解而消失。然而，在有些海域，如北大西洋，在季节性的浮游植物水华和浮游动物生长之期间，很大一部分浮游植物未被摄食便死

亡(看 3.6 节),下沉的浮游植物碎屑可达到 4 000 m 处的海底。大部分未被摄食的上层浮游动物的命运也类似,尽管下沉的速率要快一些,因为浮游动物个体较大。大型鱼类、乌贼或海洋哺乳类的尸体下沉很快,以致可沉到深水的海底,成为底栖食腐者的可用性食物;然而,有些尸体在下沉过程中即被大型动物所摄食。不管怎样,一般说来大型动物沉降到海底是难以预测的,是稀有事件,某些鱼类和哺乳类的季节洄游途中可能是一个例外。然而,在作业量大的渔业区,是另外一种情况,成吨不需要的偶尔捕获到的鱼,作为垃圾被抛向海中。通过捕获而又向海中倾倒的无价值的副渔获物,占整个渔获物很大一部分,但这类增加底栖食物的供给,仅是局部性的。

(2)**粪球和甲壳类的蜕皮**。在中层水柱中设置的沉积物捕捉器,采集到浮游动物结实的粪球(直径大约 100～300 μm),粪球的下沉速率较快以致到达海底而相对完整。鱼类的粪球到达海底几乎也未分解。尽管某些动物可以摄食粪球,这些废物一般含有很大一部分不易消化的部分。浮游甲壳类蜕掉的外骨骼出现在底栖边界层,但也可能是由深水种类蜕皮的结果。蜕下的外骨骼营养价值低,因为主要是由大多数动物不能直接消化的几丁质组成,但可被肠道内多种**分解几丁质的细菌**所分解,粪球和蜕皮在水体的下降过程中往往凝聚许多细菌,最终它们转换为细菌生物量。在深海食物循环过程中,细菌是重要的营养盐媒介物,它们是底栖沉积食性者的主要食物源。事实上,可发现深海底部沉积物细菌数量的增加,4 000～10 000 m 之间,每克沉积物的细菌含量超过 100 万。

(3)**大型植物碎屑**。一定数量的有机质以脱落的陆生植物木片,或剥离的海草和海藻的形式进入沿岸带海域。其中有一部分浸饱水分并在下沉之前就被海流带至外海。在有马尾藻分布的海域,它也是一种潜在的有机质源(参看 4.4 节)。大型植物颗粒快速下沉,以致于到达海底时尚未被分解。在深 1 830 m 处放置的木板,104 天后收回,结果被钻木蛤凿的遍布洞穴,很少几种动物可利用木材为食物。这些双壳类软体动物将木质的植物纤维转换为可供其他动物利用的食物。它们排出的粪球可被碎屑食性者所食;那些由于树木的崩溃分离而暴露的幼虫和成体可为捕食者所食;它们的尸体可变为食腐者的食物。细菌将其他类型的大型植物碎屑分解并转变为底栖动物可利用的生物量。

(4)**动物的迁移**。浮游动物和鱼类的垂直迁移,导致有机物质向下的转移。在浅水被捕获的食物,可转换成较深水层捕食者的生物量,迁移者当它们回到深水时可排出粪球(看 4.5 节)。某些深海鱼(如鲛鳚鱼),幼体阶段在近表面生活,当成长为幼、稚鱼或成体时,又迁移到深处,成为深海捕食者潜在的食物源。所有这些过程都加速了食物进入深海的速度。

在温带和高纬度区,由于表层生产力的季节差异,有机物质达到海底的数量也存在着季节性变异。大量的大型植物碎屑的下沉,也与季节性风暴引起的海草和树木的脱落相连联。无经济价值的鱼类的倾倒,也多半局限于相对平静的天气条件和鱼群的可用性。某些鱼类在生殖后死亡(如中层的蓝鳕),它们的尸体给下面的深海动物传递了一种季节性信号。

尽管有些深海种类是季节性生殖的,某些种软体动物的外壳和棘皮动物的骨板也标志出生长的季节性,但许多深海动物的生殖是连续的,它们的生产量似乎与季节性的表面过程没有联系。然而,次级生产可能与分散的非季节性出现食物的充分供给有关。

虽然大多数深海生命依赖于表层的生产力，但深海的环境在时间上和空间上是与真光带分离的。据估计，在永久性的温跃层以上，来自真光带的75%～95%的颗粒性有机物质，在下沉至500～1 000 m的过程中被分解和再循环。在马尾藻海，表面生产量大于100 mg C $m^{-2}d^{-1}$，到达3 000 m海底的通量值是18～60 mg $m^{-2}d^{-1}$，这取决于季节。然而，有机质仅占总沉降物质的5%，余者多半是无机碳和硅。在东北大西洋，季节性沉降的浮游植物碎屑，有机碳含量不到1.5%；然而，尽管这些物质的营养价值低，仍然观察到深海动物摄食这些物质。一般，真光带生产的有机物质，只有大约5%～10%沉降到2 000～3 000 m处，能沉降到深渊和超深渊的量更少。由此，与其他海区相比，深海的食物很稀少。食物限制是控制深海底栖生物的生物过程和群落结构的最重要因素。

问题8.12　利用3.1.1节给出的硅藻的最大沉降速率，计算一个死亡的骨条藻细胞，沉降到5 700 m深度的海底需要多长时间？

8.8.5　生物过程速率

已积累的证据指明，与浅水环境的生物过程相比，深海动物的各种生物过程（如代谢生长、成熟和种群的增长）是缓慢的。最早的证据之一，来自海上的一次偶然事件。1968年研究用深潜器“阿尔文”号在启航之后从发射架上滑下来，科学家在上面，但弦窗尚未关闭，所有的人设法幸免于难，但“阿尔文”号携带着包装好的午餐下沉到1 540 m的水底。10个多月之后，深潜器被打捞上来，在这段时间内，据发现，科学家们的午餐虽然已被水浸泡，但保存完好可被食用。在3℃的冰箱内存放3周（与1 540 m深处的温度相同），食物变质。这一偶然的观察激发一些实验，即将有机物质暴露在直到5 300 m深处的现场实验；当这些实验结束时，他们证实了深海细菌的代谢率很低。生活在深海沉积物中的细菌代谢率，要比同样密度的细菌保持在暗处，同样的低温，但在大气压下的代谢率低10到100多倍。细菌生产力的值大约0.2 g C $m^{-3}d^{-1}$（1 000 m处）到0.002 g C $m^{-3}d^{-1}$（5 500 m处）。某些底栖游泳的动物，包括硬骨鱼类也有代谢率低的报道。然而，深海大型底上十足类和棘皮动物的研究指明，它们的呼吸率当在同样的温度下测量时，可与浅海相关的种类相比拟。当比较底栖群落的氧耗时，深海底栖群落要比浅海群落低2～3个数量级。氧耗的减少，部分原因是生物单位面积的密度低，同时也反应出深海生物的代谢活动低。

生物过程缓慢的另一证据来自一种双壳类的研究（*Tindaria callistiformis*），它的个体小（<9 mm长），栖息在北大西洋3 800 m深处的软底。对这种小型沉积食性者贝壳的放射性测年表明，它生长极其缓慢，壳增长的速度大约在0.084 mm a^{-1}（参看图8.16与其他软体动物的比较）。就是说，这种蛤类需要50年才能达到性成熟，它的寿命大约是100年。然而，用来计算这种年龄的技术遭到非议。据估计，其他深海底栖生物有较快的生长率。

深海依赖草本树皮脱落而生活的钻木蛤类（参看8.8.4节）是个例外，它有较高的生长率。为寻找和定着新的木质源，它们演化出机会性的生活对策，即快速的生长，性早熟和产大量幼体。

问题8.13　你认为*Tindaria callistiformis*和钻木的蛤类主要是r—或k—选择种的例子吗？（参看1.3.1和表1.1）

许多深海种的生殖力很低。通常，许多深海种类单个体产卵数，与浅海的同类相比，要

低的多，这可能与许多类群出现的小型化有关。一种小型深海蛤类（1mm 长）*Microgloma*，一次只产 2 个卵，即使较大型的深海蛤类一次也只产数百个卵。相对比，浅水的蛤类能产几万到几十万个卵。尽管许多深海种的发育类型尚不清楚，但优势的类型似乎是产生卵黄营养型的幼虫。

生殖力低，因此扩散率也低，这表明，深海动物再集群的速率缓慢，实验研究证实了这一点。将一批内含消毒沉积物的箱子分别放在 10 m 和 1 760 m 深处，分别置放 2 个月和 26 个月后收回检查。无脊椎动物在浅水的箱子内快速地再集群，仅 2 个月之后，箱内含有 47 种和 704 个个体，(35 714 m^{-2})。相比，在同样的时间周期内深海的箱子只有 14 种和 43 个个体(160 m^{-2})。即使 26 个月之后，深海箱子内再集群的个体数和种数，要比从同样深度箱子周围基质中取样所得要少 10 倍。

许多深海动物的代谢率和生产量低与其周围环境的食物供给少有关，但也可能深海种的食物需求比表面生活的动物低的多。对深海动物的生化研究不多，但现有的资料显示，鱼类和甲壳类体内的蛋白质浓度和热能含量随深度而减少。按照重量计算，生活于深海的活动缓慢的鼠尾鱼，其食物的需求要比生活在上层的鲑鱼低 20 倍。低代谢速率也可来自已知的高压和低温下的物理-化学过程对酶动力学的抑制。

8.8.6 未来展望

深海有待研究的问题很多，至今利用拖网、取样器、深潜或遥控摄像只对海底的很小一部分进行了研究。到 1995 年，定量取样的深海底不足 100 m^2。可以肯定地预测，今后将会有更多的新种发现。更详细深入的物理学研究，特别是横越海底的水流，会进一步改变我们关于深海环境均匀一致的观点。例如，深海风暴对底栖生物的影响尚不了解。

从食物、摄食图型和能量需求，从生殖、发育和生长图型，从与其他种相互作用的角度，我们需要探讨更多关于单种生物学的知识。只有这样，我们才会更多地了解在深海建立群落结构、决定生产量和维持高度物种多样性的因素。

8.9 热液口和冷渗

1977 年，在加拉帕戈斯群岛近海 2 500 m 深处，即新海底正在形成的地方，科学家们发现了异常的海水高温。伴随着这一过程的热液活动，释放出含矿的液体，或作为暖流从海底的裂缝中扩散出来(5 ℃～100 ℃)或从烟囱状的出口涌出超热的卷流(250 ℃～400 ℃)。当热液卷流与周围海水混合时，温度降至 8 ℃～23 ℃。出口区海水的化学分析指明氧含量低，但硫化氢(H_2S)浓度很高，这种化合物通常即使很低的浓度，对动物的毒性也是很高的。

问题 8.14　2 500 m 深处正常状态下的海水温度是多少？参看 2.2.2 节。

当科学家们用深潜器潜水时，在热液口处发现了生活在那里的密度极高的底栖动物，这是海洋底栖生态学最激动人心的事件之一。自那以来，类似的深海动物群落在世界其他海域也有发现。所有这些群落均分布于构造活动区。进行生物调查的地点，包括中大西洋海脊和沿太平洋海盆边缘的扩展中心。

8.9.1 化能合成生产

热液口群落中高密度群集的许多动物个体格外大。远离表层光合作用生产的深水区，出现很高的底栖生物量，这就提出一个问题，即这些动物如何获得足够的食物呢？

进一步的研究揭示，存在着一个全部是由地热能驱动的食物链，它不依赖于太阳能。热泉群落依赖于硫化氢的存在，它是由热液流体释放的一种还原性硫化合物。氧化硫的细菌（如微螺旋嗜硫菌属和贝日阿托氏菌属）利用这种化合物，氧化释放的能量用于将二氧化碳转变为有机质，与光合作用生物所利用的生化通路相同。反应需要吸收周围海水中的分子氧。化能合成生产的生物化学过程可用下式概括：

$$CO_2+H_2S+O_2+H_2O\longrightarrow CH_2O+H_2SO_4$$

碳酸盐

在热液口群落，化能合成细菌是食物链的主要生产者，然后细菌生物量为较高营养阶层的动物所消费。丝状细菌垫（在某些地点可达 3 cm 厚）可为像笠贝这类植食性动物所摄食，水中悬浮的细菌被悬浮物取食者过滤捕食。在某些情况下，细菌的生产可以在有特殊共生关系的寄主组织内进行。

目前，氧化硫的细菌受到很大的重视，据信，它构成了热液口海域细菌生物量的大部分。然而，有一些其他类型的细菌，它们利用不同的还原物质（如甲烷、氨）作为能源，也可能在这些地区的化能生产中占有一定位置。不管怎样，据估计，热液口的细菌生产量是上覆水光合作用生产量的 2～3 倍。

8.9.2 热液口动物区系

热液口发现的动物大约 95%是以前未发现的种。迄今，已描述了大约 375 个新种，许多需要建立新的科，因为它们与其相近的种区别很大。

最初在加拉帕戈斯的热液口发现的令人注目的巨大、红色管栖的蠕虫，已被证实是一个新属和新种，*Riftia pachyptila*。这些**长管艳虫**（Vestimentiferans）（参看 7.2.1 节和表 7.1）被包在一革质管中，只从开口端伸出一缕触手状的呼吸丝。它们十分奇特，缺乏口和消化道，但它们是自由生活的，而非寄生。采自加拉帕戈斯最大的长管艳虫 1.5 m 长，直径 37 mm，栖管可长达 3 m。这些动物的生长率格外的高，可达 85 cm a^{-1}。栖息密度高达 176 m^{-2}，生物量 6 800～9 100 g wet w m^{-2}。加上同一地点的大型双壳类的湿重，这一特殊热液口群落的生物量可超过 20～30 kg m^{-2}

问题 8.15　试将加拉帕戈斯热液口群落的生物量与 2 500 m 深处典型的生物量值做一比较（参看表 8.2）

Riftia 有一特殊的内部器官，称作营养体，它含有共生的细菌团块。这些细菌构成 *Riftia* 个体干重的 60%，这提出一个名称的语义问题，究竟这些生物是细菌菌落，还是一种蠕虫。它的血红蛋白是独一无二的，能同时携带氧和硫化氢。细菌从蠕虫的血液系统带给它们的硫化氢获得能量；细菌利用 CO_2 和硫的氧化获得的能量制造有机碳。以某种方式，部分有机碳传送给蠕虫的组织。对这类大型的蠕虫而言，是否这是惟一的营养源，或是否它们也能从周围的海水中吸收溶解有机质（如氨基酸）尚待进一步研究。

加拉帕戈斯热液口发现的另一种奇特并占优势的动物是一种蛤（*Calyptogena magnifica*），它的长度可达 30～40 cm。如同 *Riftia*，这种双壳类的软体部分也呈红色。这

两种动物的色彩都由血液中的血红蛋白得来。多数软体动物含有的血色素是血青蛋白；在 *Calyptogena* 则由血红蛋白取而代之，这是一种更有效的携氧者，可能是对周围海水低氧含量且变化大的适应。这种双壳类的鳃含有团块状的附着的硫细菌，如同 *Riftia*，这种蛤类获利于这种共生的营养关系。

据计算 *Calyptogena* 的生长率从 10 mm a^{-1}至 60 mm a^{-1}，图 8.16 将它的生长率与不同地点其他各种软体动物的生长率进行比较。注意，来自热液口区域的蛤类和贻贝，其生长率可与浅海的同类相比拟，但要比另一种深海的蛤类 *Tindaria*（看 8.8.5）高 3 个数量级。*Calyptogena* 和另一种大型热液口动物的代谢率也类似于浅水同类的代谢率，但比深海其他区域同类高出 1 个数量级。

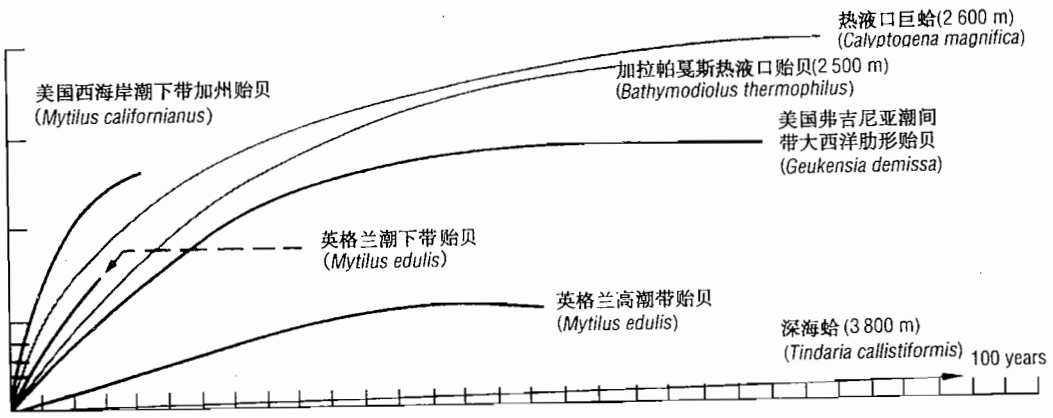


图 8.16　浅水和深水不同种蛤类和贻贝的生长曲线

长管艳虫的相近种和类似于 *Calyptogena* 的大型蛤类出现在另一些热液口区。其他一些热液口的软体动物包括 *Bathymodiolus thermophilus*，这是一种巨大的贻贝，在其鳃上有共生的细菌，同时也是食悬浮物者。笠贝（超过 30 种）和腹足类可直接摄食覆盖在硬基底上的自由生活的细菌垫。几种类型的食悬浮物的多毛类蠕虫也出现在热液口区域，包括管栖的蠕虫（Alvinellidae），大量地附着在喷涌超热水的热液口上。

沉积食性的多毛类分布在热液口周围的沉积物内。长而薄壁的肠鳃类也很丰富，由于它们的外形一般称作面条蠕虫。在大多数热液口均可见到各种类型的蟹类；有些是腐食者，至少部分时间是这样，有一些种类摄食 *Riftia*、小贻贝或多毛类。中大西洋海脊喷涌的热液口周围，各类小虾的密度高达 1 500 m^{-2}，显然它们摄食细菌垫。在有些地方海葵很丰富，但在这些群落中未发现其他类型的腔肠动物。在某些太平洋的热液口生境，原始型的藤壶占优势。一般讲，鱼类不是这些群落的重要成员，至今从热液口生境仅记录到 5 种。

热液口周围浮游动物的密度要比周围海水中的密度高。桡足类、端足类和其他浮游甲壳类已有描述，但很少做过详细的研究。一个拥有 17 个种的桡足类新属（*Stygioponticus*）分布在每一个热液口。如同其他的深海海域，线虫和底栖桡足类在热液口的小型动物群落中占优势。随着更多的热液口的发现和取样，动物新种的名录将快速地增加。

8.9.3 浅水热液口和冷渗

所有调查过的热液口都位于 1 500 m 以下水深处，但地热驱动的化能合成生产并不局限于深海。例如，在南加洲沿海的潮间带区，有一些热液口喷涌出高浓度的硫化物。这里的总初级生产包括氧化硫的底栖细菌垫，以及底栖植物和浮游植物的光合作用生产。据报道，靠近这些热液口生活的笠贝摄食细菌垫，而生活在热液口区以外的笠贝，则典型地摄食覆盖在岩石表面的进行光合作用的海藻。

1984 年，在墨西哥湾佛罗里达海崖的基部发现了一个异乎寻常的生物群落。这块巨大的石灰岩悬崖从海底升起 2 000 m；在 3 270 m 深处，含有高浓度硫化物和甲烷的超盐水渗出到海底。尽管水温低，这一冷硫化物渗出区的生物，与热液口发现的生物种类十分类似。白色的细菌垫覆盖着暴露的基底。基底上分布着稠密的 1 m 长的管栖蠕虫(长管艳虫的一个新属和新种)以及呈现厚实斑块状分布的大型贻贝和蛤类(后者是 *Calyptogena* 的一个新种)。蜗牛、帽贝和蟹类也是这一特定渗漏区内引人注目的栖息者。

冷水渗出由各种原因造成，它分布于沿大陆边缘及大洋地壳被带入地幔的潜没带。已查明的这些地区支持着类似的动物群落。冷渗群落也依赖于硫细菌的化能生产，并不依靠光合作用。冷渗的发现证明，对深海的高生物生产力而言，所必需的最重要的成分是还原的无机化合物源，而不是热。深海热液口和冷渗的存在指明，低温和高压并不能限制深海生物的活动。在底栖生态依赖于表层光合作用生产的深水区，生物过程和底栖生产受限于低的食物浓度。在含硫食物链可能存在的地域，深海的生物生产可能超过真光带的生物生产。

尽管每一个热液口或冷渗点都有其特有的物理特征和动物区系，但与高浓度硫化物相连系的动物群落在某些方面是类似的。优势种若分类上不相关的话，则生态上是相似的。大型的长管艳虫在许多地域都出现，也出现类似的笠贝、蛤类、贻贝和蟹类。所有群落的共同特征是高种群密度、高生物量和快速的生长率。这些群落是深水处独特的生命集中地，那里的一般特征是低密度和低生产力；因此，这些含硫群落的恰当名称应称作是沙漠中的“绿洲”。所有这些群落的主要食物源是细菌的化能合成。不需要阳光，也不需要表层的光合作用生产；生物群落全部是由无机物质维持的，由这些物质转化成细菌的生物量，然后再为较高营养阶层的动物提供食物。

8.9.4 嗜硫群落独特的环境特征

尽管热液口和冷渗支持着高生物量的群落，但与其他深海海域相比，它的物种多样性低。特有种群占优势。分布于热液口和渗漏点的 90%以上的动物，不分布于这一特殊生境以外的地区。热液口和渗漏点的环境具有某些属性，它给动物设置了生理限制，需要特殊的适应。许多动物群并不分布于这些生境内，假定这是因为它们尚未演化出这种能力来适应这种特殊的条件。除少数例外，腔肠动物(除了海葵)、棘皮动物各类、海绵、衣笠虫、腕足类、苔藓动物和鱼类都少见或根本不存在。软体动物、多毛类和甲壳类占所有热液口种类的 90%以上。

热液口是一些非稳定态的环境，它经历着大尺度的快速的改变。导致热液口的地质过程是一些动态事件，当其他一些热液口关闭时，新的热液口正在形成。热液口群落可能仅持续数年到几十年。老的不活动的热液口被蛤类和贻贝的死壳环绕着，这些动物是在能源

消失时死亡的。

生活在热液口周围的动物，经受着高温的波动和氧浓度骤变(从无氧到有氧)的威胁。同时，H_2S 浓度也有短期的波动。热液口卷流的盐度也在改变，从大约正常海水盐度的1/3到2倍多。热液含有许多无机物质，一旦与海水接触便迅速沉淀下来。喷出超热水的烟囱由含有铜和锌的硫化物的沉淀形成，这也意味着，动物受到无机沉降的威胁，这些物质会覆盖在它们的表面，它们还受到溶解的和沉降的有毒重金属的潜在的威胁。

热液和渗出物均含有浓度很高的 H_2S(热液中含量高达 19.5 mM)，这产生一个问题，动物如何逃避高浓度的 H_2S 的毒害？硫化氢的浓度即使低于在某些热液口动物所发现的 1/1 000，也会对需氧呼吸有毒。只有某些细菌有适宜的酶系统氧化这些分子，以便获得化学能。对 *Riftia* 的初步研究指明，它具有特殊的生化适应，保护蠕虫免受 H_2S 的毒害。这些适应如血液中有特殊的结合硫的蛋白质，体壁中有特殊的酶系统，以氧化任何进入细胞的游离的硫。其他的热液口种类也具有类似的对硫的解毒系统。

热液口群落很小，一般直径只有大约 25～60 m，它们(以及冷渗)与其他类似的群落相隔数百至数千千米。热液口也是短暂的，持续只有几年。

根据这些特征，动物是如何在广大范围内维持它的种群，以及如何在新的热液口集群？

为在短命的分散的生境中生存，可以预料，这些群落的动物快速地生长至性成熟，产生许多幼体，并具有效的扩散方式(参看 1.3.1)。这样一些 r－选择特性，将允许它们在生境存在的周期内生殖并继续在新的热液口区集群。尽管热液口动物区系的生殖研究很少，动物地理学的研究指出，热液口种确实依赖幼虫的扩散。已进行的关于幼虫发育类型和扩散机制的研究，正在探索这方面的信息。

8.10 第8章总结

1. 相对于大多数其他的海洋生境，潮间带区的特征是环境条件波动极大。潮间带的动、植物特别能适应变化的温、盐条件，并能耐受对空气的周期性的暴露。

2. 岩石潮间带区支持着一个由高比例的底上植物和动物组成的稠密的群落，它们为有限的空间而竞争。许多固着种的分布具有明显的垂直分带。任一特定带的上边界是由物种的生理限制所确定的，如对干燥和温度改变的耐受性。分带的下边界一般是由生物因素确定，如捕食和竞争。

3. 砂质潮间带支持的群落，包括由底栖硅藻、甲藻和蓝、绿细菌组成的初级生产者，永久栖息的动物是占优势的底内动物和小型动物。小型动物因其个体小、延长的体型、受到保护的皮肤和粘着器官，特别适应于生活在砂粒上、或砂粒之间的间隙中。

4. 岩石潮间带的年初级生产力平均约 100 g C m^{-2}，在特别有利的环境下最高可达 1 000 g C m^{-2}。砂质滩的底栖初级生产力不到 15 g C $m^{-2}a^{-1}$。砂质滩生态系统依赖碎屑和周围海水中的初级生产作为能源。

5. 潮下带的巨藻林分布在冷温带区的岩石基底上。巨藻是所有植物中生长最快的，巨藻床的生产力从 600 g C $m^{-2}a^{-1}$到超过 3 000 g C $m^{-2}a^{-1}$。很大部分生产量未被直接消

费，而进入碎屑食物链。海胆是巨藻群落的优势种，它们的摄食活动极大地影响着群落结构。某些北太平洋的巨藻床，海獭是顶极捕食种，是控制群落的关键种。

6. 河口的环流图型导致营养盐的富集，使河口区成为海洋生态系统中生产量最高的区域之一。河口的上段为盐沼群落所占据，年总初级生产量一般在 300 g C m^{-2}至超过 3 000 g C m^{-2}。在河口中段的潮间带是典型的海草床，海草和有关的底上植物的总初级生产约在 600～1 000 g C $m^{-2}a^{-1}$。以上两个群落中，以碎屑为基础的食物链占优势。河口也有潮下带的泥滩和砂洲，它们的年初级生产力(大多是砂面藻类)为 10～200 g C m^{-2}。

7. 在某些海域，河口的高生产力支持着一些高密度的动物种群。然而，由于盐度的波动排除了许多动物种类，因而河口的物种多样性低。

8. 由石珊瑚形成的珊礁礁含有共生的甲藻，称作虫黄藻。海藻在光合作用中利用 CO_2 和珊瑚虫排出的废物，而珊瑚则利用海藻产生的有机化合物，如葡萄糖和甘油。虫黄藻的光合作用产物，仅提供珊瑚虫所需要能量的一部分，其余所需能量依靠对浮游动物和细菌的捕食，以及对溶解有机质的吸收。

9. 珊瑚礁的初级生产者包括浮游植物、底栖藻类和虫黄藻。总初级生产很高，大约为 1 500～5 000 g C $m^{-2}a^{-1}$，但生产量与呼吸之比，通常介于 1.0～2.5，很少新的营养盐进入该系统(即 f－比小于 0.1)。珊瑚礁系统的高生产量支持着高度多样性的群落。

10. 珊瑚生长相对缓慢，其生长速率由不足 1 cm a^{-1}至 10 cm a^{-1}。珊瑚礁的生长也受到生物侵蚀和物理因素(如风暴)的制约，它们会破坏碳酸盐的构架。在有利的条件下，珊瑚向上垂直生长从几毫米到大约 30 mm a^{-1}。

11. 红树林沼泽分布于 60%～75%的热带和亚热带的沿岸。红树林群落的主要初级生产者是耐盐的陆生植物，它们可生活在缺氧的泥底。红树林的根系，为底上动物提供了附着的基底，落叶是碎屑食物链的主要营养源和能源。据估算净初级生产在 350～500 g C $m^{-2}a^{-1}$。

12. 深海和深渊带占底栖环境的 90%以上。在有机质丰富的沉积物中，沉积食性的底内动物占优势，小型底栖生物特别多样化。随水深的增加，底栖生物量快速减少，年次级生产力位于 0.005 g C m^{-2}和 0.05 g C m^{-2}。大多数深海海域依赖于真光带生产量的下沉，但只有一小部分下沉的有机质能达到 2 000 m 以下的海底。食物的限制极大地影响着深海底栖生物的生物过程和群落结构。通常，典型的深海生物代谢率缓慢，生长率低，生殖力也低。

13. 大洋海沟的区系特征是，有高比例的特有种。超深渊动物的生物量，从远离大陆和上层水属于寡营养水海沟的 0.008 g m^{-2}，至靠近大陆寡营养水下的 9 g m^{-2}。

14. 热液口和冷渗支持着十分独特的群落。它们不依赖阳光和光合作用。这种环境的食物链是基于硫化氢的存在。化能合成细菌利用硫化氢和二氧化碳形成有机化合物。细菌是该群落的初级生产者，或直接被动物摄食，或与动物共生。

15. 深海热液口和冷渗支撑着密度较高的大型动物，生物量高达 30 kg m^{-2}。尽管这类环境有许多食物，如在热液口，但温度高于周围的普通深水，只有少数动物有能力生活在高浓度的 H_2S 中。因而物种的多样性也低。

试以下列问题来巩固对本章的学习。

问题 8.16　除了高的初级生产力之外，在盐沼和海草群落，哪些共有的重要生物学特性有益于动物？

问题 8.17　若在珊瑚礁系统中存在着激烈的空间竞争，你能解释为什么生长最快的种不能过分生长，或排除其他的种，因而减少该系统的物种多样性？

问题 8.18　今后 100 年，若因气候变暖海平面升高 2 m，珊瑚礁能否与沿岸海平面的上升保持同步生长？

问题 8.19　尽管它们是不同纬度特有的产物，热带红树林沼泽和温带盐沼具有某些共同的生态学特征，这些共同的特征是什么？

问题 8.20　依数量而言，甲壳类的蜕皮作为有机物质向深海沉降的重要性如何？请参看 4.2 节可有助于你的回答。

问题 8.21　生活在极深处的生物具有哪些生物学或生态学上的适应特征？

问题 8.22　以上所述的两种深海食物链，一种是基于细菌的化能合成，另一种是基于海藻的光合作用，从演化上看哪一种食物链更古老一些？（参考附录 1 中的地质时间尺度）。

问题 8.23　(a)具有许多特有种的是哪些底栖生物群落？(b)这些群落中的大量特有种的存在是什么原因？

第九章　人类对海洋生物区系的冲击

人类在许多方面改变着海洋环境，影响着海洋生物。我们捕获海洋植物和动物；进行海水养殖；开垦土地；筑坝拦截河流入海以及疏浚港口。海洋生物被输送到世界各地，并有意或无意地被引入新的地区。长久以来，海洋一直被看作是最方便的倾废垃圾场，来自城市的生活污水及工业排放或偶然泄漏的各种污染物质被释放到海洋环境中去。污水、排放的清洁剂和农业灌溉中所含有的营养物质使沿岸生态系统富营养化。所有这些以及其他的活动都会改变海洋生物群落的种类组成、导致海洋生物的丧失、或海洋栖息地的消失、或破坏整个生态系统。表 9.1 和 9.2 例举了一些人类活动冲击海洋生物的概况。

表 9.1　工业活动对海洋环境的主要影响

活　动	影响范围	影　　响
渔业	世界范围	浮游生物群落和底栖生物群落种类组成的改变 目标鱼类种群的年龄结构的改变
捕鱼方法	世界范围 （取决于具体的捕鱼方式）	底拖网破坏了底质环境 炸鱼会破坏珊瑚 非选择性捕捞增加了副渔获物的丢弃
副渔获物的丢弃	世界范围	腐食性种类增加 加速了营养盐向深水层的传送 可能会增加底栖生物量
筑坝	入海河流	洄游鱼类栖息地的丢失
城市发展	河口、珊瑚礁、红树林	开垦土地导致栖息地的丢失 污水排放和耕区泾流会导致富营养化 工业泾流会污染沿岸水域
商业航运	世界范围	把物种引入到新的环境
开采珊瑚礁	热带礁岸	珊瑚的破坏

9.1　对渔业的冲击

人类的哪些活动已导致海洋生物发生最大的变化呢？

人类对海洋生态系统造成最大、最严重的冲击是人类每年要从海洋中捕捞一亿多吨的鱼类和贝类（报告中捕捞量加上副渔获物量，见第 6.7.5 节）。这些捕捞量影响到浮游群落的种类组成以及表层水的营养盐浓度（见 f－比的讨论，5.5.1 节）。中层水和底栖的生

物群落同样会受到倾倒死亡的副渔获物的影响，它会向深水层释放丰富的营养源。底拖网也会对底栖环境造成破坏性的影响。

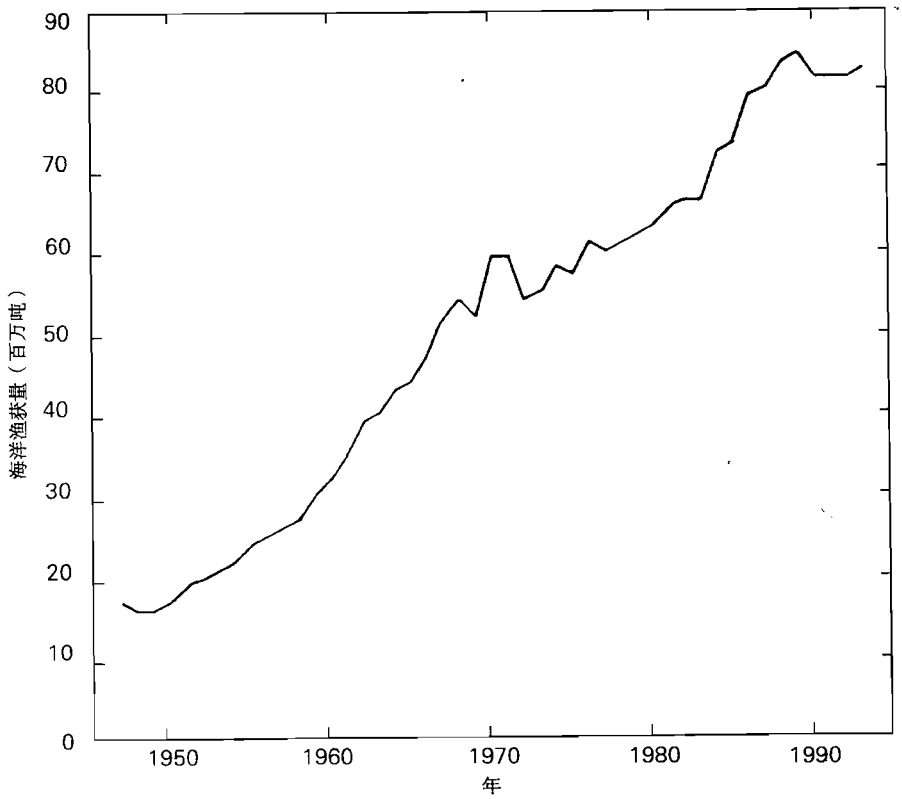


图 9.1　自 1947～1993 年海洋鱼类捕捞量(不包括副渔获物)，基于联合国粮农组织统计

捕捞技术的发展，使对鱼群定位更容易，并能更有效地捕获到更多的鱼类。同时，全世界渔船数量剧增，1970～1990 年间，数量增加了一倍，达到 120 万艘。装有成千上万个饵钩的延绳钓，可离船延伸超过 125 km；一些中水层拖网网口宽 130 m，长达 1 km，足以容纳一座自由女神铜像，或者包围 12 架巨型喷气式飞机。有时每年捕捞的高经济价值的鱼类超过了 80%。这些事实反映在图 9.1，它显示出海洋捕捞量从 40 年代末不到 2×10^7t 增加到 1993 年的 8.5×10^7t，这个数字不包括副渔获物。然而，人们越来越清楚地看到，全世界很多鱼类资源在减少，单位努力量渔获量(CPUE)在减少。最近 20 年中，在所有大洋中的渔获量已减少，印度洋除外，因为在那里现代渔船队自 80 年代末才开始集中作业。1995 年，联合国粮农组织发表的报告指出：70%的大洋鱼类资源已充分开发，处于过度捕捞的状态，或正从过度捕捞状态下恢复。

尽管海洋气候的变化可能会使某些鱼类数量减少和发生变化，但过度捕捞显然是大多数经济价值高的鱼类数量减少的主要原因。鳕和黑线鳕在加拿大东部和新英格兰沿海，已有 200 年的捕捞历史，到 90 年代基本上停止了，尽管可能还会恢复。图 9.2 显示出这类鱼种的减少，如何导致其优势被其他鱼类所取代。自 1965 年以来，鳐和狗鲨种群数量增加

了 35%～40%，而鳕和黑线鳕减少了 45%。同时，由于鳕和黑线鳕对龙虾幼龄群体捕食的减少，反而增加了这种经济甲壳类的产量。北海的群落组成也显示出类似的变化，在那里玉筋鱼数量剧增并成为鲱类和鲐类数量减少之后的目标鱼种。在南级，商业捕鲸致使鲸的数量急剧减少，导致多种以大磷虾为主要饵料的动物数量的上升(参看表 5.2)。在 60 年代，黑海商业性捕捞的 26 种目标鱼种中，许多种是大型捕食者，具有较长的生活史。过度捕捞、筑坝以及污染导致目前可供商业捕捞的鱼类只有 5 种，而且都是小型鱼种。另一方面，黑海渔业总生物量实际上增加了，这是因为小型鱼类种群数量在失去捕食控制后数量大增所致，同时也增加了渔捞努力量。过度捕捞同样也改变了鱼类种群的大小结构。例如，在 1978～1989 年间产卵的大西洋剑鱼的总重量下降了 40%。再如，过度开采加上沿岸污染，致使贝类种群数量下降。在过去 30 年里，美国东部的切萨皮克湾，牡蛎的渔获量由过去的 20 000t 下降到 3 000t

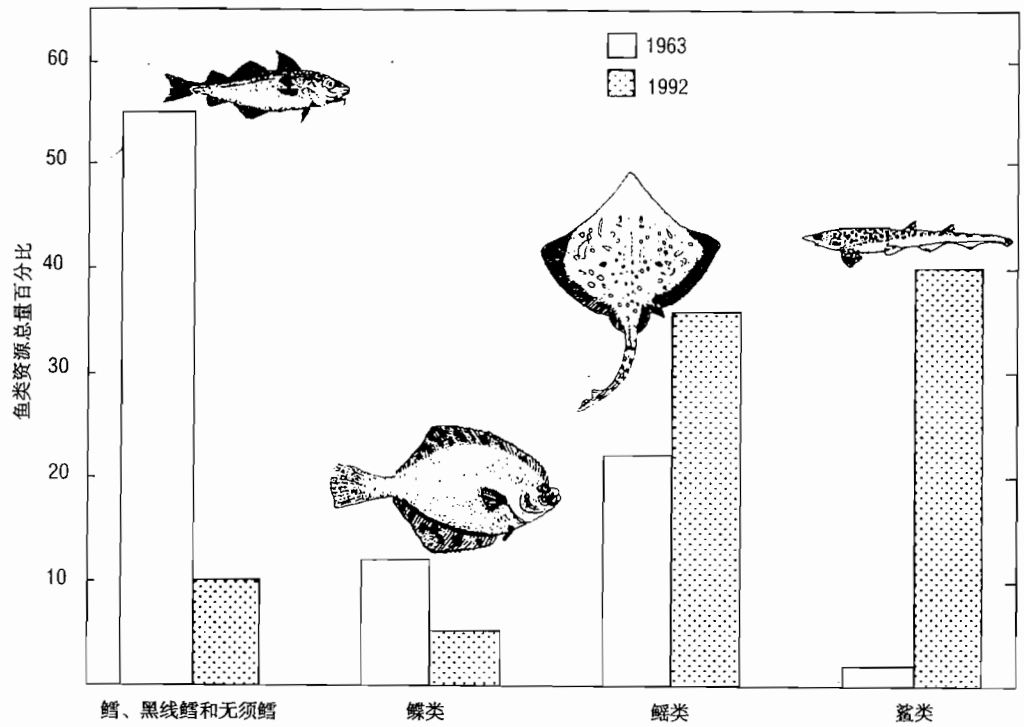


图 9.2　1963 至 1992 年美国乔治滩，对鳕、黑线鳕和无须鳕过度捕捞，导致不同鱼种相对资源量的改变
(资料来自美国国家海洋渔业中心)

具生殖洄游的鱼类，如鲑鱼，由于筑坝堵塞了其通往产卵场的河道而受害。尽管人们曾付出昂贵的代价和努力，通过孵化饲育并在坝周围构筑通道来增加其资源量，但是在太平洋东部的一些河流中如哥伦比亚河，鲑鱼的数量仍然是减少了。对许多鱼种而言，沿岸产卵场和索饵场的丧失以及/或者污染，是另一个日益严重的问题。渔业活动也会破坏栖息环境，沉重的底拖鱼网会深入海底 6 cm，甚至更深，因而破坏了自然的底质，并将营养物质释放到水体中。同时还损伤了可供作底栖鱼类饵料的底栖动物。特别是在资源丰富

的渔场，70%以上的沉积物被底拖网犁过了。

在商业捕捞中，其捕获量的四分之一会被抛掉。由于许多副渔获物没有报告，实际上，这些未被利用的副渔获物的比例可能还要大。它们包括没有价值的种类和太小无法上市的幼鱼。有些情况下这些副渔获物的数量甚至超过了真正需要的渔获物。捕虾业的副渔获物所占比例尤其高。在墨西哥湾的捕虾业，每年捕获又抛弃的红鲷幼鱼至少有 500 万条，即每捕获 1 kg 的虾，要扔掉 4.2 kg 的鱼。全世界的副渔获物总量每年高达 1.7×10^7t，其中很多是小型有鳍鱼类，大部分很难在捕获—释放之后再度生存下去。抛弃的副渔获物增加了渔场腐食性动物的数量。据估计在北海每年被抛弃的副渔获物大约有 90 000 吨白鱼，可供约 600 000 只海鸥摄食。

不幸的是，具有捕捞价值的种类数量越是稀少，其经济价值越是趋于上升。因此，有利可图会导致已过捕的鱼种继续被滥捕。在大西洋西部的蓝鳍金枪鱼（世界上最有价值的种类）产卵种群数量，自 1970 年以来下降了 80%；在墨西哥湾，自 1975 年以来下降了 90%。但是，一条个体较大的鱼，在市场上的售价超过了 80 000 美元（1996，相当于 265 美元/千克）。

世界性渔获量的下降，提醒各国注意这样一个事实，确实可能出现鱼类资源的耗尽及大尺度海洋生态系统的改变。减缓过捕已取得某些进展；建立了一些法规，包括对某些种类的允许捕捞个体的大小和捕捞总量；大部分流网被禁止使用，采取新方法捕捞金枪鱼以避免捕杀海豚，禁止商业捕鲸。但是，国际间法规的建立以及在公海上实施，却是非常困难的，而经济争端、非科学化管理仍然肆虐着渔业。希望在今后十年里，在整个渔业资源和水域生态系统发生不可逆转的变化之前，找到解决全球渔业问题的途径。

9.2 海洋污染物

根据政府间海洋学委员会的定义，海洋污染是指人类直接或间接地把一些物质或能源引入海洋环境中，造成有害的影响。例如：损害生命资源、危及人类健康、妨碍海洋活动包括渔业、降低海水水质和减少娱乐价值等。

各种进入海洋的污染物数量巨大，并且每天还有新的物质加入。其中一些污染物像重金属和石油烃，可在海洋中自然产生，而人类的引入会增加其自然浓度。有些人为引入的污染物会随时间的推移而分解，或随着汇入大洋而被稀释。因此，它们的影响常被忽略，而另一些污染物可能会产生重大影响。表 9.2 列举了一些主要的人为污染物及其影响并加以讨论。

9.2.1 石油烃化合物

石油烃化合物作为海洋污染物可能是最引人注目的，因为石油泄漏所带来的冲击格外醒目。表 9.3 例举了几次主要石油泄漏事件，其中最大的一次发生在阿拉伯海湾战争期间，当时大约有 100 万吨石油泄漏到阿拉伯海湾。最大的一次油船泄漏发生在 1978 年，Amoco Cadiz 号油轮在布里塔尼近海搁浅，大约有 220 000t 原油泄漏，300 多千米沿岸受到影响，导致至少 30%的底栖生物消失，以及约 200 万只海鸟死亡。第 6.5 和 8.3 节记录了阿拉斯加埃克森 沃尔迪兹油轮泄漏（约 30 000t 石油）对阿拉斯加鸟类种群和海獭的影

响。尽管像此类大规模溢油在局部范围内是灾难性的，但沿岸生物群落在中等潮汐活动条件下的自然恢复时间，对大多数生物来讲，一般需 5～10 年；而鸟及海獭种群由于它们的生殖速度缓慢可能需要更长的恢复时间。

表 9.2　几种主要的海洋污染物及其影响

污染物	位　置	影　　响
石油烃化合物	局部石油泄漏 全球海域	底栖生物和海鸟的大量死亡 低浓度的影响尚不知
塑料	海滩 漂浮碎片	影响美观 缠绕动物；被动物摄食
杀虫剂及有关的化合物	局部点源释放 全球海域	急性中毒反应 长期的亚致死效应大部分尚不知
重金属	工业排放口	大多数是亚致死效应，导致生长畸形
污水	局部排放 农业径流	富营养化，改变群落结构； 引入病原体
放射性废物	当地的发电厂 以前的海上倾废场	一般认为在有害浓度以下
热废水排放	当地发电厂	变暖会导致群落结构的变化

表 9.3　海洋石油泄漏的主要事件
（斜体字为油轮的名子）

位　　置	来　　源	漏油量(t)	时　间
阿拉伯海湾	海湾战争	1 000 000	1990～1991
墨西哥湾	油井	440 000	1981
布里塔尼(法国)	*Amoco Cadiz*	220 000	1978
康沃尔(英国)	*Torrey Canyon*	117 000	1967
威尔士(英国)	*Sea Empress*	70 000	1996
日本濑户内海	贮油船	8～40 000	1974
阿拉斯加(美国)	*Exxon Valdez*	37 000	1984
大西洋西北部	*Argo Menchant*	30 000	1976
北海	油井	15 000	1979

油轮事故造成的石油泄漏只占石油向海洋泄漏的一小部分。石油的生产和运输、正常航运、废物处理及径流等都会造成另外的石油进入海洋环境。而且，接近地表面的油田向海中渗漏是一种自然的渗漏。据估计，所有这些污染源每年会造成 $2.5\times10^6\sim5\times10^6$t 石油烃进入海洋。随着时间的推移，会在全球的海洋中累积下很少量的石油烃(ppb)(原文如此，按法定计量单位应为 10^{-9}，同样，ppm 应为 10^{-6}，下同——译者注)，这些石油烃的毒性实验效应浓度一般在百万分之几(ppm)。因此，目前累计的本底值还不致于对海洋生物造成伤害，尽管生物暴露在这样浓度下的长期慢性效应还没有被充分地认识。

问题 9.1：在大量石油泄漏后，恢复速度最慢的情况会出现在何种类型的海洋环境中？

9.2.2 塑料

海洋中的废弃塑料，从大小来看，大的可以像尼龙流网(见第 6.2 节)，小的直径不足 1mm 的塑料球，被海风吹遍整个洋面。这些材料是不能被生物降解的，尽管它们会受到物理和化学的侵蚀，但这个过程非常缓慢，因此，随时间推移便累积在海洋中。松散的流网(或称“鬼网”)或其他废弃渔具会缠绕着海洋动物许多年，直至它们被冲上海岸或沉没。塑料袋或小塑料球常常分别被海龟和海鸟当做猎物而误食，已至少在 50 种海鸟体内发现了塑料球。在北太平洋的一次海鸥调查中发现，450 只海鸥中的 80%以上胃中发现了塑料颗粒。人们已经知道误食塑料袋会导致海龟死亡，由此可以推断，误食塑料球也会对海鸟或其他海洋生物造成伤害，但至今尚未发现这方面的直接证据。

问题 9.2：你能否想出一些办法以减少每年进入海洋中的塑料制品？

9.2.3 杀虫剂和其他具生物活性的有机化合物

进入海洋的最常见的杀虫剂就是各种含氯的有机化合物。这些人工合成的化合物不会自然产生，也不会因化学氧化过程或细菌活动而分解，而且由于它们是脂溶性的，所以会积累在动物的脂肪组织中。

最著名的杀虫剂 DDT 在 1940 年首次被使用，在此后的 20 年中，DDT 及其残余物就已经遍及整个生物圈。由于经常使用飞机喷洒，所以 DDT 很容易被风吹送到大洋中。最终，甚至在远离任何一个 DDT 施用区几千千米以外的南极企鹅体内，也发现了痕量的 DDT(ppb)。在 60 年代，越来越多的证据表明，海洋生物尤其是海鸟，在 DDT 浓度较高的海域受到有害的影响。一个事例发生在加利福尼亚南部沿海，那里的一家杀虫剂公司向沿岸水域中释放 DDT 长达 20 年之久。DDT 进入海洋食物链，其对海洋生物的影响，在沿岸 100 km 外都能监测到。该地区鱼类体内 DDT 含量>3 ppm，而以鱼类为食的鹈鹕和海狮累积在体内的 DDT 浓度更高，致使它们难以进行有效的繁殖。甚至 1971 年之后，排放量骤减许多年内，鱼类体内的 DDT 含量仍然保持在较高的水平。1976 年，洛杉基动物园受到严重的影响，由于所有的鸬鹚和海鸥，一直用当地捕获并被 DDT 污染的鱼类喂食达数年之久而全部死亡。尸体解剖证明，在这些鸟类的肝脏组织中，DDT 的浓度范围在 750～3 100 ppm。

目前，DDT 在一些国家已禁止使用，而在热带地区，DDT 做为一种对传播疟疾的蚊虫的有效控制手段还在继续使用。目前海洋中 80%的生物体内的氯烃化合物是以 DDE 的形式存在的，它是 DDT 的降解产物。在大部分表层水中 DDT/DDE 的浓度约 0.1～1

ng/L(或者说低于万亿分之一),一般认为这一浓度是无害的。现在人们已经认识到,农业上大量使用合成的杀虫剂常常会伴随着显著的意想不到的副作用。人们正致力于寻找对害虫的生物控制或遗传控制的方法。

除杀虫剂以外,工业上使用多种有毒的氯烃化合物可能会存在于海洋中,其中包括获克森和 PCBS(Polychlorinated biphenyls),它们对海洋生物都有毒性作用。PCBS 是一种非常稳定的化合物,并且会滞留于环境中,通过生物过程而富集。1985 年发现几条死于圣劳伦斯河的白鲸体内,含有很高浓度的 PCBS,这一特性才受到重视。在这些鲸的类脂组织中,PCB 浓度为 575 ppm,乳汁中更是高达 1 750 ppm。对这些环境问题的认识,促使美国禁止生产和使用 PCBS。在 60 年代中期,有机锡化合物(tributyl tin)(TBT)被发现有奇特的防污特性,继而用于轮船外壳和渔网的涂料,以防止海洋生物的附着和生长。不幸的是,当淋洗到周围的海水中,浓度达到 0.1～100 μg/L 时,对很多底栖无脊椎动物的幼体产生毒性作用;甚至浓度仅有 0.001 μg/L,就可能会影响一些海洋腹足类的繁殖。轮船航行,使 TBT 散布全球,并累集在港湾和码头附近的底质中。现在许多国家制定了法规来控制 TBT 的使用。

9.2.4 重金属

重金属像汞、铜、镉等以较低的浓度存在于自然的海水中。它们也可以通过岩矿的自然侵蚀和继之而来的河水输送、或通过大气中的灰尘颗料以及通过火山活动而进入海洋。所有这些金属在较高浓度下对生物都是有毒的。因而在工业排污口附近,或在某些金属矿渣堆放处,重金属可能累积存在着潜在的健康问题。在这些地区,底栖动物体内积累的重金属可能会超出商业海产品的允许浓度(对于汞的允许浓度为 1 ppm)。一般来讲,重金属会造成剧毒性效应。但在海洋动物体内积累重金属同样会引起慢性效应,比如生长畸形,包括癌等。

在日本的水俣出现了一系列的人类重金属中毒的案例。那里的一家塑料厂在 36 年中向当地海湾里排放了约 200～600 吨汞。疾病开始出现于 50 年代初期。到 1956 年,被确诊为因食用了海湾中被污染的贝类和鱼类造成的汞中毒。其反应包括严重的神经损伤、麻痹症和畸形儿的产生等。到 1988 年,确诊的受害人已达 2 209 人,其中有 730 人死亡。因食用汞污染的海产品,而给人类健康造成灾难性危害的悲剧发现以后,许多国家制定了法规,限制汞的排放和限制海产品组织中汞的容许量。

远洋鱼类肌肉组织中汞的正常浓度是多少呢?

多数生活在未受污染的大洋水中的鱼类,其组织中汞的含量为 150 μg/kg(0.15 ppm)。然而,一些大型远洋鱼类如鲨鱼、剑鱼、黑枪鱼和金枪鱼,其组织中汞浓度可能会高达 1～5 ppm。但这一浓度并不意味着人为的污染。这些长寿命的鱼类是位于食物链顶端的大型肉食者,它们体内汞的高含量,是在其整个生命过程中通过生物富集而获得的。

暴露在含有高浓度重金属的废水排污口附近的海洋生物体内,也会富集其他重金属如镉、铜和铅,但尚没有证据证明,它们会对人类健康构成严重的威胁。使用其他金属如锡,所产生的问题已经在 9.2.3 节中讨论过。国际协议正在调整一些更危险的金属排放和使用规则。

9.2.5 污水

污水排放是世界上主要的海岸污染形式。沿岸群落附近的污水排放口，排放出人类的生活废物以及其他有机物、重金属、杀虫剂、洗涤剂和石油产品等。来自有机废物的营养物质会导致富营养化；地方水域也会因洗涤剂中含磷以及农作物和园艺迳流而变得富营养化。此外，生活污水会带来病原菌和病毒，它们并不一定会被海水杀死；高浓度的病原微生物的存在，给海产品的食用，及在被污染的水域沐浴带来不安全。污水对健康造成的主要危险在于：食用被污染的海产品，特别是滤食性的蛤类和贻贝，这些病原微生物会聚集在它们的鳃上。霍乱病毒在某些国家还是一个非常突出的问题，而它就是通过这种途径传播的。

在发达国家的城市区，污水得到了特殊的处理，将有机物降解，或将氮和磷除去，但这些过程非常昂贵。通常，污水并没有处理，而在许多地方污水未经处理即排入大海。一般在大型污水排放口周围区域(100 m 以内)，会出现无氧地带，厌氧菌占优势。距排污口一段距离(几千米以内)，典型的富营养化会导致大型绿藻的增加(浒苔和石莼)，沿着海岸形成一层厚厚的藻垫。少数几种机会性的动物，如多毛类的小头虫，同样指示污水的富营养化，而且是影响底栖动物群落的优势种。距主要的生活污水排放口大约 10 km 以外，污水会被充分稀释，不会对群落物种的多样性造成影响。

9.2.6 放射性废物

放射性废物由核试验、核发电站、回收反应堆或随意倾倒的废物而进入海洋。而进入海洋中的重放射性核素在水中的溶解度低，易于被颗料性物质吸附，因此会在沉积物中积累下来。具长半衰期的同位素(如铯-137，锶-90 和钚-239)尤其危险，而且，一般都会从其核设施的泄漏处监测到。除了重大事故以外，放射性排放口周围海水环境的本底值一般认为是安全的。在某些特定区域，主要是沉没的核潜艇附近，海上核倾废场(现在是被禁止的)以及在珊瑚环礁内(最近法国在南太平洋)进行的核试验场等地，存在着放射性物质浓度升高的危险。据预测从这些污染源泄漏的速度会很慢。其中，可溶性的放射性核素会被稀释，其他的放射核素被吸附到海底的沉积物上。

某些海洋生物(如海藻和双壳类)可从周围的水体中富集放射性核素。例如，脐形紫菜(*Porphyra umbilicalis*)生长在英格兰核燃料回收厂附近，富集了浓度 10 倍于周围海水的铯-137，以及 1 500 倍的钌-106。

小剂量放射线对海洋动物的实验结果，与陆生种类实验结果相同。包括增加了癌的发病率、免疫系统损伤和遗传缺陷导致的生长畸形。然而，目前存在于海水中放射性浓度，还未对海洋生物产生任何可测试到的环境影响。

9.2.7 热废水

发电厂每小时向沿岸海水中排放几十万立方米的冷却水。这些热废水会将局部海水的温度升高 1 ℃～5 ℃。在某些地区，可利用这些暖水提高海水养殖生物的生长率。然而多数情况下，温度升高会导致自然动植物区系发生意想不到的变化。例如，在亚热带的佛罗里达沿岸，周围水温持续升高 5 ℃，导致自然生长的藻类和海草被蓝细菌垫所取代。又例如，美国温带地区水温上升，使暖水性的钻木双壳类入侵，导致船只和码头的破坏。在多数情况下，这种影响限制在热水喷出的卷流及相连处，地区面积从不到 1 公顷到大约 40

公顷的范围内。

热废水也可能会造成其他的影响。通常热废水中含有氯，这是从进水口加入用来防止污损生物睹塞管道，只要在废水中残留 0.1 ppm 的氯，就会对某些生物产生毒害。热废水的卷流也会冲刷海底，对海洋动物产生影响。

问题 9.3　在亚热带海岸，一年中什么时候由发电厂排出的热废水会产生最大的影响？

9.3　海洋生物的引入和转移

物种从一个地区运动到另外一个地区的自然传播是通过幼体的漂浮、筏运以及其他方式进行的。但人类加速了这种运动，有意无意地消除了自然的海洋屏障，将物种引入了新的地区。在很多情况下，引入种不能形成繁殖种群。但在某些情况下，外来种遇到适宜的条件，会对新的环境带来严重的冲击。

基于养殖目的的海洋生物常常被带入新的环境中。例如，日本的一种牡蛎（长牡蛎 *Crassostrea gigas*）和东海岸牡蛎（弗尔吉尼牡蛎 *C. virginica*）被带到北美的西北沿岸，因为它们比当地的牡蛎（*Ostrea lurida*）个体大且长得更快。同时，一种钻入牡蛎和其他软体动物壳内的捕食性蜗牛也随之传入，而且至今，无论是这两种牡蛎还是这种捕食者都已在新的地区牢牢地定居下来。

日益增长的对海水养殖和水族业的需求及海运业的迅速发展，加速了物种向新的环境的传播。每天大约有 3 000 种海洋动、植物随轮船的压舱水漂洋过海，这些船只在一个港口装上海水到下一个停靠港口又全部放掉。在奥里根对一艘日本轮船排出的压舱水进行检查，共发现 367 种终生浮游生物和季节性的浮游生物。因而，整个浮游生物群落，包括底栖生物的幼体，便能越过天然的大洋屏障被转移。

栉水母（*Mnemiopsis leidyi*）（见第 4.7 节）进入黑海便是入侵种的一例。它遇到了适宜的环境，并缺乏捕食者，因此在亚速海和黑海的数量增长如此之多，以致当地的浮游动物急剧下降，继尔是周边国家鳀类数量的减少。最近，两种产于黑海的水母出现在旧金山湾（图 9.3），现在评价它们给当地生态系统带来的冲击为时尚早。亚洲的桡足类种已出现在加利福尼亚港口，而中国的蛤类，黑龙江河蓝蛤（*Potamocorbula amurensis*）现已成为旧金山湾河口的最占优势的海洋生物之一。斑马贻贝（*Dreissena polymorpha*）起源于地中海，1986 年随压舱水进入北美大湖，其后数量急剧增长，以至堵塞了进水口，不得不花费 100 亿美元来解决它们所带来的破坏性影响。

近年来，澳大利亚有 35 个成功的入侵种，捕食性的海星：多棘海盘车（*Asterias amurensis*），侵入了澳大利亚东南沿海。一种普通的日本大型海藻：裙带菜（*Undaria Pinnatifida*），沿澳洲海岸以每年 55 km 的速度扩展。人们相信，首次发生在塔斯马尼亚海域的赤潮（见 3.1.2 节），是一种有毒的甲藻造成的，它随货船的压舱水带入；这条船只的船舱的沉积物中，累积着 3 亿个以上的有毒的甲藻的胞囊。

如何减少海洋生物以压舱水运输的方式传播呢？

船只在沿岸码头装载压舱水。海洋生物全球传播的问题可以通过要求船只在海上更

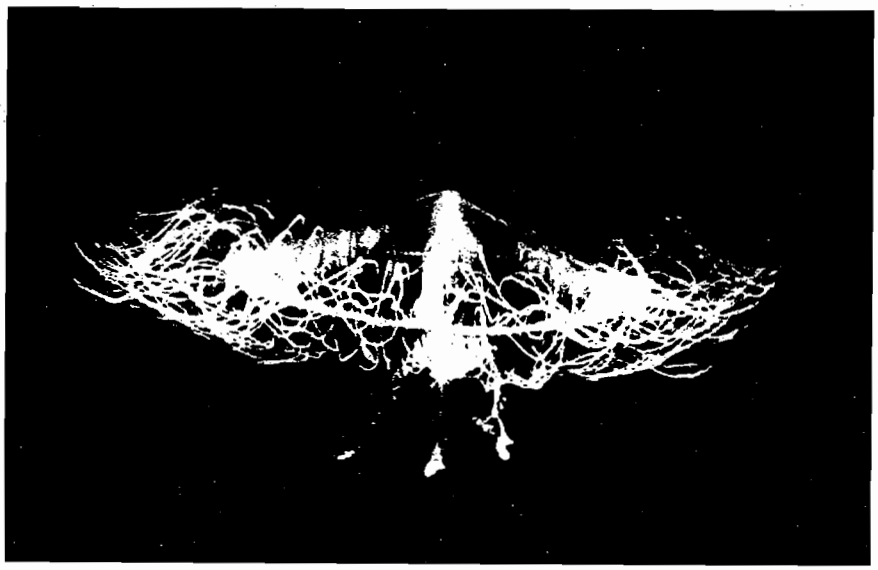


图 9.3　黑海当地的一种水母(*Maeotias inexspectata*)近来被引入加州的旧金山湾

换压舱水的办法来解决。沿岸种类在大洋水域中难以生存，而大洋种类释放到低盐度的沿岸水域中也难以生存。

9.4　对特定海洋环境的影响

9.4.1　河口

除少数几个例外，世界上许多最大的城市都位于河口，其中有伦敦、上海和纽约。因此，河口会受到比其他海洋环境更多的来自人类的冲击，这并不奇怪(见图 8.6)。受影响最严重的地区往往是盐沼群落。因为在潮间带上部，常被开垦用于筑房、进行工业活动，有时用于建造机场。在某些地区，群落的 90%已经消失了。较靠下面的海草和泥滩群落，常常会受到修建大型港口和加深航道疏浚工程的扰动。

导致河口高生产力的同样特征，同时也使得河口耐污染显得非常脆弱。就像所有营养物质都滞留在系统中一样，污染物如石油副产品、重金属、化肥和杀虫剂等也同样被保留下来。浮游生物和底栖生物群落都受到生活污水和工业污水中的有机污染物的影响，导致有害的富营养化。进入河口的病源生物、重金属和杀虫剂都最终通过食物链进入人类的食品中。

由于河口地区一般富有天然的高生产力，是适宜的渔场，并且常常在此采捕贝类或发展海水养殖。然而，最近由于来自污水的大肠杆菌的数量极高、或者在渔业产品中积累了杀虫剂或重金属，有许多河口渔场和贝床被关闭了。所有这些污染可能会导致河口生态系结构的改变，致使原有的产卵场和索饵场消失。在某些极端的污染和富营养化的情况下，

会形成缺氧带，那里存活的就只有细菌了。

由于河口水域的污染威胁着人类的健康，在一些发达国家已经制定了监测计划。很多污染物在海水中的浓度非常的低(ppb 级)，因而即使是使用尖端的仪器和技术，测定起来也非常困难。有鉴于此，人们建立了一个特殊计划，即所谓**"贻贝监测"**，用以监测贝类体内海洋污染物的浓度。该计划选用贻贝(*Mytilus*)是因为它的数量丰富、生活在海岸带且是世界性分布。其次，它们是固着生活的动物，暴露于溶解在周围海水中的各种污染物中。第三，这些滤食性的双壳类能够积累各种污染物；而且，无论是实验方面还是生态方面，它们已被广泛深入地研究过。与测定周围海水的污染物浓度相比，测定来自污染地区的贻贝组织内累积的污染物浓度要简单的多，而且这些值可与未污染区贻贝的标准值做比较。美国自 1986 年以来，在 200 多个地点采集贻贝(牡蛎)，用其组织来分析多种重金属、含氯烃化合物，包括 DDT 和 PCBS，以及三丁锡等。分析这些贝类组织中的污染物，比分析以痕量浓度存在于海水中的同样物质更容易，也更经济。

问题 9.4　利用你的地理学知识，你能否举出世界上有哪些大河口不毗邻城市且未受到人类活动的影响？

9.4.2　红树林沼泽

红树林沼泽(见 8.7 节)，同样遭受着大部分河口所面临的环境扰动。疏竣工程、开垦土地、排放垃圾及污水等，均会干扰居住区附近的红树林，并对其造成严重的冲击。在这些热带、亚热带生态系中，对昆虫的控制(特别是传播疟疾的蚊子)导致在河口沉积物和红树林食物链中杀虫剂的积累。在越南战争期间，向红树林沼泽喷洒除草剂使其落叶并破坏了十万公顷的红树林。石油泄漏使海藻和无脊椎动物窒息，破坏了氧气向根系的供应。河水转用于水利灌溉的地区，淡水排放减少，导致盐度升高，是非常不利的。例如，由于巴基斯坦境内的印度河改道而破坏了大片的红树林沼泽。

在许多地区已有数百年历史的红树林的过度开采是一个严重的问题。红树林曾遍布波斯湾沿岸，它们是当地人们大量需用的柴源，及在沙漠环境中作为骆驼的绿色饲料。但是，最终被采伐殆尽。人们曾作出了一些努力，沿着沙特阿拉伯的东北岸重建红树林，但毁于海湾战争。其他一些国家意识到了红树林的作用，已经计划开展重建，重新引进红树林的工作取得了不同程度的成功。然而从全球来看，对红树林的破坏远远快于对它的重建。近年来，为建虾场和稻田，世界上几乎丧失了一半的红树林。像孟加拉国这样的国家，丧失了这个缓冲带的结果是，加剧了热带风暴对海岸线的淹没和侵蚀。

台风和飓风可能是红树林最严重的灾害，因为它们危及的区域大，而且频繁发生。它们不仅会把树连根拔起，而且改变了水和土壤的盐度，引起大规模的沉降。据估计，一场强烈的风暴过后，红树林的恢复至少需要 20～25 年。然而，对于减少这类自然灾害人们无能为力。有可能制定资源开采的管理政策，包括再植计划。对红树林的合理利用，最终依赖于提高热带发展中国家当地群众对红树林这一海洋独特的生物群落日益增长的重要性的意识。

9.4.3　珊瑚礁

珊瑚礁不仅绚丽多采，支持着很高的自然多样性，其中有许多是特有种类；而且它还有着广泛的生物的和经济上的重要性。在珊瑚的钙化过程中，从海洋中除去大量结合的

CO_2，它们在全球CO_2的收支中起重要作用。它有利于保护海岸线、隐蔽港湾。而且随着乘飞机旅行越来越经济可行，带来越来越多的旅游收入促进当地的经济发展。

然而珊瑚礁对扰动极为脆弱。近来，珊瑚礁在不断地减少。据世界保护联合会和联合国环境研究计划，109 个国家中有 93 个国家的珊瑚礁遭到了严重的破坏，其中大部分破坏是由人类活动造成的；另外一些是由海洋气候变化造成的。

珊瑚礁附近人口的增长，常常会导致沿岸水域中各种污染物的增加，基中包括农业泾流、杀虫剂、工业污染物及来自海岸旅馆或沿岸居民区的污水。其中很多污染源会增加海水中营养盐的浓度，而富营养化触发了底栖藻类的旺发，与珊瑚争夺有用的空间。常常是藻类蔓延遮盖了珊瑚，因切断虫黄藻所需的阳光，致使珊瑚窒息并死亡。夏威夷群岛沿岸大批建房和发展后也发生这样的事件，藻类过度生长形成厚厚的一层藻垫，并杀死了大面积的珊瑚之后，细菌的分解活动，造成海水中溶解氧的减少，最终导致生物多样性的急剧下降，一种特殊的海参成为优势动物。

各种海岸开发，同样会导致陆地侵蚀的增加，继而增加了珊瑚礁上覆水体中的沉积物量。这些悬浮的淤泥减弱了光线的穿透力，因而降低了虫黄藻的光合作用，减少了珊瑚的营养来源。尽管珊瑚的水螅体可以用粘液粘附和纤毛清洁表面来排除部分沉积物，然而过量的淤泥堵塞了器官，窒息了珊瑚水螅体。森林砍伐导致了泾流的增加和大量的沉积物，是珊瑚礁破坏的主要原因。在菲律宾（巴客特湾）某地的砍伐，已经加剧了陆地的侵蚀，破坏了 5%的珊瑚礁。深港疏竣，或穿越珊瑚礁开辟航道也会对附近的珊瑚有类似的影响。

图 9.4　印度洋马尔代夫群岛上，开采的珊瑚被切割用于建筑

珊瑚礁提供了多种资源可被人类直接利用。在一些地方珊瑚被砍伐用做很好的建筑材料（图 9.4）。过去的 20 年内，在马尔代夫群岛（印度洋）开采了 200 000 m^3 的珊瑚礁，相当于该水域现有珊瑚礁的 1/3。这样的滥伐同样在法属玻利尼西亚和泰国，破坏了大面积的珊瑚礁。

当地居民传统上一直把附近珊瑚礁上的鱼类做为一种丰富的蛋白质来源。但随着人口的增长以及旅游人数的增加,加剧了这种需求。与此同时,遍及世界的私人和公共水族箱数量大增,对奇异鱼类的捕获和水族贸易,已成为一种利润丰厚的生意,每年价值达4 000万美元(1996)。为适应日益增长的需要,传统的捕鱼方法常常被更具杀伤力的技术所取代。现在普遍使用炸药把鱼炸晕,然后轻松地捡拾漂到水面上的鱼。同时,部分礁石也被炸坏了。据估计,使炸鱼破坏的地区,恢复到具有50%的活珊瑚,大约需要40年的时间。氰化物也常用来药鱼以收集活着的,尽管它很可能会导致鱼的死亡,而且会杀死其他的珊瑚礁生物。仅仅在菲律宾,估计每年要用150吨氰化物来捕鱼。日益增长的捕鱼量,无论是用传统方式还是非传统方式,在很多地区已造成了过度捕捞。在那里的破坏性的捕鱼技术已被禁止,但法规时常得不到实施。

鱼类不是惟一被消费或贩卖的珊瑚礁生物。为装饰目的也开采珊瑚,仅1988年,美国进口了大约1 500吨珊瑚。龙虾、海参和海胆在全世界很多地方,被认为是珊瑚礁动物中非常精美的种类。蜗牛和蛤可用来食用,或卖给旅游者和贝壳收藏家。从珊瑚礁中捕获大量的动物会改变那里的生态。例如,海胆通过摄食可消除一部分礁石结构,但当它的天敌(一些鱼类和软体动物)被过度捕捞时,则会加剧生物侵蚀过程。

旅游可能会促进珊瑚礁地区的经济发展。但是对那些人们花钱来看的资源,常常会带来损害性或者是破坏性的影响。旅游促进了发展,也会加剧了对珊瑚礁侵蚀和淤积,而且它的确增加了污水向海水中的排放量。随着更多的旅游者的到来,更多的鱼被卖到饭店和旅馆,更多的贝壳和珊瑚被采集做为纪念品。甚至看起来无害的活动也会对珊瑚礁生态产生影响。美国佛罗里达海岸外的珊瑚礁由于业余划船者对水下珊瑚上端的撞击,或在珊瑚礁中抛锚过程中致使珊瑚破碎。甚至在低潮时沿珊瑚礁上散步,也会破坏珊瑚。热带国家若希望从他们的珊瑚礁得到长期的经济利益,就应避免过度采捕,并加强对当地居民和旅游者的教育。

在70年代,人们的注意力被引向太平洋的珊瑚礁,那里正遭受长棘海星(*Acanthaster planci*)的破坏。这种大型棘皮动物(直径30～40 cm)以珊瑚虫为食,但是正常情况下,它的密度很低,对珊瑚礁的破坏微不足道。然而,它在太平洋西部许多珊瑚礁上的种群数量暴发,包括大堡礁。在某些珊瑚上出现了数以万计的海星,如此之多的捕食者的入侵是灾难性的。有的地方整片珊瑚礁被毁坏。例如,在不到三年的时间里,长棘海星破坏了关岛外38 km长的珊瑚礁的90%。部分大堡礁在两次海星暴发期间遭到严重的破坏,一次是在60年代,另一次是在80年代。

人们提出很多原因来解释长棘海星数量的暴发,其中包括水上污染物的增加,或疏竣及其他活动造成沉积物的增加。还有人归因于贝壳的采集。许多梭尾螺被从珊瑚礁上捡走,因为这种大型蜗牛的壳是一种倍受欢迎的装饰品。梭尾螺是少数几种长棘海星的天敌之一,因而,这些蜗牛的减少会导致长棘海星死亡率的降低。然而,似乎没有一种解释可以适用于所有被海星捕食破坏的珊瑚礁。有人提出这种海星密度的波动,可能是与海洋气候变化有关的自然循环。就像我们在第8.3节讨论的海藻—海胆相互作用一样。争论还在继续,海星种群爆发是与人类活动有关的暂时现象,还是已经持续了千百年的生态格局?无论是那种情况,珊瑚覆盖的恢复需化费10～20年的时间,而原先种类多样性的重建可

能会需要更长时间。

风暴在特大低潮时导致的暴露，及其他自然灾害可能会造成珊瑚的大面积的破坏。1982～1983 年，海水温度迅速上升 2 ℃～4 ℃，接近 30 ℃，导致强烈的厄尔尼诺现象，造成了加拉帕戈斯群岛 95%珊瑚的死亡。在巴拿马湾和印度尼西亚，珊瑚死亡 70%～90%。1987 年，整个加勒比海的珊瑚受到类似事件的影响。当珊瑚接近它们对温度的耐受上限时，对温度的升高尤其敏感。任何持续的温度升高，通常会导致因丧失虫黄藻而漂白，如果温度压力持续，最终会导致珊瑚的死亡。在夏威夷，珊瑚的漂白与发电厂排出的热废水有关。在实验室里升温可以诱导漂白。从世界范围来看，全球变暖对珊瑚礁造成严重的威胁。

造礁珊瑚与现代物种一样，其地质记录可以追溯到 2 亿 5 000 万年前。但其他类型的珊瑚礁发生在 5 亿年以前。已知的已经灭绝的珊瑚超过了 5 000 种。相比之下，现存的造礁珊瑚还不到 600 种。物种灭绝的速度在很多地区正在加快。一些国家意识到附近的珊瑚礁带来的利益，已经颁布政府条例加以保护。约有 65 个国家拥有近 300 个保护区，其中包括珊瑚礁；包括海洋保护区和水下公园。开展旅游所带来的经济效益，会促使其他国家制定保护法。

9.5 第九章总结

1. 年渔获量超过 100×10^6t 给海洋造成的冲击，比任何其他人类活动的影响都大。至 1995 年，除印度洋外，所有主要海区的渔获量都下降了；海洋鱼类资源的 70%或已充分开发、过度捕捞，或正在从过度捕捞状态下恢复中。

2. 强度渔捞的结果包括：目标鱼的渔获量减少及相继发生的物种相对资源量的变化；鱼类种群大小结构的变化；做为副渔获物附带捕获的浮游和底栖动物的减少；随着那些死亡的副渔获物的下沉，加速了营养盐向深水的输送；接纳大量副渔获物后的海洋食物链中，腐食者的数量增加；底拖网作业破坏了海底栖息地。

3. 筑坝破坏了产卵场(例如鲑鱼)，土地开垦和污染使鱼类丧失了沿岸的产卵场和索饵场因而使鱼类资源也受到影响。

4. 人类活动使各种污染物排放到海洋中。这些引起有害变化的物质包括：石油烃化合物、塑料、杀虫剂和有关的含氯的烃类化合物、金属、化肥及放射性废物。污水排放也会带入上述多种污染物及人类的生活污水、洗涤剂以及病原菌和病毒。发电厂排出的热废水，使周围海水温度升高。

5. 尽管石油泄漏是最引人注目的海洋污染类型，且在出事地点造成的生态破坏可能是很严重的，但生物种的恢复一般需要 5～10 年。但在大洋中，石油烃化合物的积累浓度太低，难以测定它的影响。

6. 非生物降解的塑料，现已遍布大洋，其中包括废弃的渔网，它可缠绕动物多年。塑料废弃物可能被海龟、海鸟误食。

7. 有毒的合成杀虫剂如 DDT 及有关的化合物(dioxins，PCBS)，进入海洋环境中不易分解；它们会长期存在并进入海洋食物链。由于它们贮存在脂肪组织中，表现出生物放大，在较高营养级动物体内的累积浓度很可能是致命的。以往关于海洋生物因杀虫剂和

PCB 中毒事件，促使一些国家禁止使用和生产这些杀虫剂和 PCB。

8. 由于工业排污引起的重金属（如汞、铜）的积累，会导致严重的人类健康问题。历史上 50 年代在日本水俣曾出现过由于人们食用了汞污染的海产品，而导致灾难性影响，2 000 多人直接受害。现在人们制定了法规和监测计划，来限制及探测海产品中重金属浓度的超标。

9. 污水排放是世界范围内海岸污染的主要形式。生活污水、清洁剂及化肥中的营养盐使局部水域富营养化。这种富营养化在某些情况下可能是有益的。但通常情况下，大量营养物质的排放会引起过量浮游生物的水华，最终腐烂又会造成缺氧。生活污水中的病原生物，如霍乱病毒在污水排放口附近被贻贝、蛤类过滤，然后通过这些海产品的被人食用而转移到人体。

10. 目前放射性废物的浓度，还没有达到威胁海洋生物的浓度，尽管人们知道一些生物，尤其是海藻和双壳类能够从核电厂周围的海水中积累放射性核素。

11. 发电厂排出的热废水，使周围的海水温度升高，因而影响当地的海洋生物群落。在某些情况下，热废水被用来促进养殖生物的生长速度；但通常情况下，生物群落的变化是不利的或不需要的。

12. 一些海洋生物群落和生态系通过有意或无意地引种而发生了变化。日益增长的航运加速了向新环境中引种的速度。据估计每天有 3 000 种海洋动、植物随轮船的压舱水漂洋过海。许多不能存活，但有些种类如栉水母（*Mniopsis*）或斑马贻贝，对它们的新环境带来了很大的冲击。

13. 河口和红树林沼泽是生产力很高的沿岸生态系。它们构成很多鱼类的重要的产卵场和索饵场，是贝类种群的栖息地，并为鸟类提供了觅食场。此外，红树林沼泽还是热带风暴对海岸侵蚀和淹没的缓冲带。然而，这些生态系受到人类活动，如土地改造、污水和工业废水排放以及富营养化的严重冲击。

14. 世界的珊瑚礁在减少。珊瑚礁附近居民人口的膨胀、旅游的发展，促进了社会发展，也给珊瑚礁资源的开发带来越来越大的压力。珊瑚礁受到因沿岸开发和不断侵蚀造成的越来越多的沉降，以及污水排放和农业径流造成富营养化的恶性循环的破坏。有的地方，珊瑚礁被开采充做建筑材料。破坏性的捕鱼技术消灭了大量的鱼类，改变了珊瑚礁地区的种类组成，也直接破坏了珊瑚礁。珊瑚礁受到世界范围内海水温度升高的影响。而全球变暖是对珊瑚礁生物群落的潜在威胁。

试用下列问题来巩固对本章的理解：

问题 9.5　人类活动对海洋生物的影响这一主题如此之大，以致本章不可能充分表达。你能想像得到，还应包括那些这类的影响？

问题 9.6　是否可能，在不引起海洋生态系统改变的情况下进行海洋捕捞吗？

问题 9.7　向海洋排放污水有什么有用的方面吗？

问题 9.8　河口 A 接受高沉积物负载的淡水，而河口 B 接受相对清洁的河水。两个河口接受的城市污染物的数量大约相等。哪一个河口的水中污染物的浓度较低？哪一个河口的沉积物中的污染物浓度较低。

附录 1　地质年代表　（* Ma　百万年之前）

大约距今时间（百万年以前）	代(Eras)	纪 Periods	世 Epochs	生物大事件
0.01	新生代 Cenozoic	第四纪 Quaternary	全新世	现代人类出现
2			更新世	早期人类出现(2～3 Ma*)
5		第三纪 Tertirary	上新世	
25			中新世	
40			渐新世	早期节肢动物出现(40 Ma) 异足类出现
55			始新世	海洋哺乳类,有壳翼足类出现(55 Ma) 海鸟出现(60 Ma)
65			古新世	恐龙绝灭(65 Ma)
	中生代 Mesozoic	白垩纪 Cretaceus		硅藻和硅质鞭毛藻出现(100 Ma) Ammonoid 头足类绝灭 钙板金藻和有孔虫出现; 甲藻的物种数目增加
140				
200		侏罗纪 Jurassic		海洋爬行类和原始的鸟类出现(200 Ma) 大多数鹦鹉螺头足类绝灭
240		三叠纪 Triassic		恐龙和哺乳类出现; 大多数鹦鹉螺头足类绝灭
290	古生代 Paleozoic	二叠纪 Permian		三叶虫绝灭 真骨鱼类出现(300 Ma)
360		石炭纪 Carboniferous		
410		泥盆纪 Devonian		陆地植物出现(420 Ma)
435		志留纪 Silurian		甲藻、藤壶出现;双壳类数量增加 鲨鱼(板鳃纲),头足类(ammonoid)出现(400～450 Ma)
500		奥陶纪 Ordovician		铃状纤毛虫出现;珊瑚礁形成 原始鱼类出现(550 Ma)
570		寒武纪 Cambrian		三叶虫占优势;介形类、棘皮动物、鹦鹉螺头足类出现,海藻高度多样化
	前寒武纪 Precambrian			放射虫出现(600 Ma) 海洋无脊椎动物化石丰富(如水母、海绵、软体动物) 有壳海洋动物最古老的化石(650 Ma)
1000				第一个多细胞藻类(800 Ma) 钙质海藻(1 500 Ma)
2000				多细胞生命出现(2 100～1 900 Ma) 最早的光合作用生物(2 800～2 500 Ma)
3000				最早的蓝细菌化石(3500 Ma) 生命起源(3 900～3 500 Ma)
4000				大气和海洋形成(4 400 Ma)
5000				地壳形成(4 600 Ma)

附录 2　　换　算

面积单位

1 平方厘米(cm^2)=100 mm^2=0.155 平方英寸

1 平方米(m^2)=10^4 cm^2=10.8 平方英尺

1 平方千米(km^2)=10^6 m^2=247.1 英亩

1 公倾(ha)=10 000 m^2

浓度单位

摩尔浓度(M)≡每升克分子量

每升微克≡mg m^{-3}

百万分之一(ppm)≡mg L^{-1}

十亿分之一(ppb)≡μg L^{-1}

万亿分之一(ppt)=10^{-3} μg^{-1}=1 纳克 L^{-1}

$\mu g\ L^{-1}$÷分子量=μM=μmol L^{-1}

长度单位

1 埃(Å)=0.0001 μm

1 纳米(nm)=10^{-9} m

1 微米(μ)=0.001 mm(或 10^{-3} mm)=10^{-6} m

1 毫米(mm)=1000 μm=0.001 m

1 厘米(cm)=10 mm=0.394 英寸

1 分米(dm)=0.1 m

1 米(m)=100 cm=3.28 英尺

1 千米(km)=1 000 m=3 280 英尺

1 千米(km)=0.62 英里=0.54 海里

1 英寸(in)=2.54 cm

1 英尺(ft)=0.3048 m

1 码(yd)=3ft=0.91 m

1 英寻=6ft=1.83 m

1 英里=1.6 km=0.87 海里

1 海里=1.85 km=1.15 英里

质量单位

1 毫克(mg)=0.001 g

1 千克(kg)=1 000 g=2.2 lbs

1 吨(t)=1 公吨=10^6 g

1 镑(lb)=453.6 g

时间单位

1 分(min)＝60 s

1 小时(h)＝3 600 s

1 天(d)＝86 400 s

1 年(a)＝365 d

速度单位

1 千米/小时＝27.8 cm・s^{-1}

1 节(kn)＝1 海里・h^{-1}＝51.5 cm s^{-1}

体积单位

1 毫升(mL)＝0.001 L＝1 cm^3(1cc)

1 升(L)＝1 000 cm^3＝10^{-3} m

1 立方米(m^3)＝1 000 L

用以测量太阳辐射能单位

1 埃因斯坦(E)＝6.02×10^{23}光子＝1 摩尔光子

1 瓦・m^{-2}≈4.16±0.42μE$m^{-2}s^{-1}$

(上述换算只适用于 400～700nm 可见光)

1 焦耳 $m^{-2}s^{-1}$＝1 W m^{-2}

1 卡 $cm^{-2}min^{-1}$≈700 W m^{-2}

1 兰勒＝1 cal・cm^{-2}

生产量单位换算

1 卡(cal)＝4.184 J

1 千卡(kcal)＝1 000 cal

1 克碳(g C)≈10 kcal

1 g C≈2 g 去灰干重(去灰干重＝干重－无机成分重量)

1 g 去灰干重≈21 kJ

1 g 有机碳≈42 kJ

1 g 去灰干重≈5 g 湿重(wet. w)

1 升氧＝4.825 kcal

1 g 碳水化合物≈4.1 kcal

1 g 蛋白质≈5.65 kcal

1 g 脂肪≈9.45 kcal

问题答案和评述

第一章

问题 1.1 出现重叠是因为，浮游生物和游泳生物是严格按游泳能力分开的，而图 1.2 中的图解也依据大小来划分，因此，图形显示，游泳能力很弱但个体很大的浮游动物（如某些水母）是可以和某些游泳生物（如鱼类）等大甚至更大一些。

问题 1.2 生物海洋学发展缓慢，主要原因是由于海洋大部分环境不能直接取样和观察。在海洋的所有深度进行全球系统观察和采集，需要大型船只进行较长时间周期的操作，同时还需要特殊设计的仪器和网具。这些要求使出海的化费要比陆基研究昂贵的多。

问题 1.3 原始的鱼类最早出现在 5.5 亿年之前。

问题 1.4 在 3 000 m 处没有光，因而也没有植物，水温低（2～4 ℃）但稳定。静水压力相对要高。与近海表面的条件相比，如硝酸盐和磷酸盐一类的营养盐浓度要高，但动物所需食物并不丰富。

问题 1.5 1960 年，深潜器 Trieste 乘载 2 人在太平洋的马里亚纳海沟潜到 10 916 m 深处。

第二章

问题 2.1 阿拉伯海表面接收到的太阳辐射能是：9 月约为 3 700 $\mu Em^{-2}s^{-1}$，1 月约为 2 900 $\mu Em^{-2}s^{-1}$。

问题 2.2 消光系数 K 可由下式计算求出：

$$K = \frac{\log_e 100 - \log_e 50}{10\ m} = \frac{4.6 - 3.9}{10\ m} = 0.07\ m^{-1}$$

问题 2.3 这是由于不同波长在海水中具有不同的穿透能力。随水深增加红光和黄光很快消失，由此，在潜水的深度看不到这些颜色。绿光和蓝光的波长穿透较深，在珊瑚礁深处仍可见到。使用水下照相机上的闪光灯可恢复全部光谱，可在底片上见到珊瑚的真正色彩。

问题 2.4 对有效的光合作用而言，月光显然太弱。然而，月光有足够的亮度，即使在 600 m 清澈的大洋深处，也能被深海鱼看到。因为它们时常借助垂直迁移见到光，月光的强度对它们在水层中的运动有影响。月光也有助于捕食者利用它们的视觉寻找猎物。

问题 2.5 海水含盐量越高，生物沉没于水中的重量就越轻。因此，在较高盐度的水中，生物为避免下沉所化费的能量要少。

问题 2.6 两种类型的水（a 和 b）位于 $\delta - t$ 值为 26.0 的密度等值线。利用图片说明给出的方程，$26.0 = (d-1) \times 1\ 000$，或 $d = 1.026\ g\ C\ m^{-3}$。位于（a）和（b）处海水的密度是相同的。

问题 2.7 初始冰点会稍高于盐度为 35 的均匀海水的冰点。由此，结冰会早一些。然而，海冰形成本身导致冰周围海水的含盐量增加，这又使冰点下降，因而抑制了进一步的结冰。

问题 2.8 称作南极绕极流或西风漂流，它绕南极大陆流动。

问题 2.9 由附录 2，大约 4.16 $\mu Em^{-2}s^{-1}$ 等于 1 Wm^{-2}。因此，1 $\mu Em^{-2}s^{-1}$ 等于 1/4 或 0.25 Wm^{-2}，10 $\mu Em^{-2}s^{-1}$ 相当于 10/4 或 2.5 $W\ m^{-2}$。

问题 2.10 与陆地相比，这与海水温度的变化幅度小有关。许多海洋生物，特别是深海的生物，其周围的海水温度波动很小。恒温的陆生动物，能调节内部体温，能较好地适应陆地上出现的较大幅度的温度变化。

问题 2.11 (a)赤道降雨带由于蒸发而引起的过量降雨。(b)北极海盆从加拿大和西伯利亚的主要河流中接受大量的淡水。

问题 2.12 低温和高盐导致高密度海水。

问题 2.13 这是在无光带,那里没有光。水温 4℃或更低,盐度大约 35。低温高盐水形成高密度水(由图 2.14,$\sigma_t \approx 27.75$)。静水压超过 200 atm。

第三章

问题 3.1 由公式 $4/3\pi r^3$ 计算求出球形体积,消去两种共有的 $4/3\pi$,并将直径乘 0.5 变成半径,得出集球藻(*Synechococcus*)细胞的 r^3 数值为$(0.5)^3$,甲藻细胞的体积为$(25)^3$。用$(0.5)^3$除以$(25)^3$得出 125 000 个集球藻细胞,这就是与一个 50 μm 直径甲藻细胞同体积所需要的集球藻细胞数。由此,尽管海洋中每立方毫米集球藻的浓度很高,但其实际的生物量(数量×体积)与其他浮游植物相比,仍然很低。

问题 3.2 因为波长不同的光有不同的消光系数并穿透到不同的深度,由此,含有不同辅助色素的海藻,可利用未被叶绿素 a 捕捉到的那部分波长的光,因而能延伸它们的垂直分布范围,或生活在其他光合作用种不能生活的深度。

问题 3.3 计算每一种的 Pg

物种 1:$Pg = \dfrac{2 \times 50}{10+50} = 1.6\ \text{mg C mg}^{-1}\text{chl}a\ \text{h}^{-1}$

物种 2:$Pg = \dfrac{6 \times 50}{20+50} = 4.3\text{mg C mg}^{-1}\text{chl}a\ \text{h}^{-1}$

因此,物种 2 在特定的光强下生长的要快一些。

问题 3.4 利用方程 3.6 计算临界深度

$$Dcr = \frac{500 \times 0.5}{0.07 \times 10} = 357\ \text{m}$$

由于临界深度(357 m)大于混合深度(100 m),因而水体中有净光合作用。

问题 3.5 (a)显然,B 区(50 mg C $m^{-3}h^{-1}$)光合作用固定的碳,要大于 A 区(20 mg C $m^{-3}h^{-1}$)。然而,这不能用作光合作用活性的比较测量。可改用同化指数来比较 A 区和 B 区。这一指数可表达为每小时单位叶绿素 a 所固定的碳量,由此,A 区的碳同化指数为 20 mg C $2mg^{-1}$chl a h^{-1},或 10 mg C mg^{-1} chl$a$ h^{-1}。B 区的同化指数只有 2 mg C mg^{-1}chl$a$ h^{-1},这表明 B 区浮游植物的光合作用活性低。

(b)光合作用活性的差异,可能是由于 B 区的浮游植物处于水华的结束阶段,而 A 区正有充分的营养盐供给,处于水华的开始生长期。

问题 3.6 富营养的水域与寡营养的水域相比,其氮吸收值 K_N 要高的多。寡营养水域中生活的浮游植物,可在环境中浓度<0.1 μM 时吸收硝酸盐(或氨)。相反,富营养水域的浮游植物一般需要氮浓度>1.0 μM。

问题 3.7 由方程 3.13 可计算分层指数:

$$\log_{10} \frac{5\ 000\ \text{cm}}{0.003 \times (3.3)^3} = 5.5$$

一般是当 S≈1.5 时形成锋区,计算表明,砂洲上的潮汐流动不会出现锋区。

问题 3.8 尽管印度洋处于接受大量太阳辐射能的纬度,但基本的环流图型是反气旋的(图 2.19),这导致表面水向环流中心区的辐合,并加深了温跃层。因此,真光层的营养盐含量是比较低的,初级生产力受营养盐的限制。

问题 3.9 许多种海洋浮游植物对光照和主要营养盐有不同的需求。它们含有的光合作用活性色素的相对量也是不等的,因此,可吸收不同波长的光。某些种具有遮蔽适应,因而能生活在较深处或生活在冰下。另一些种则能适应在较低或较高的温度下进行光合作用。有些种能生存在营养盐浓度相对低的环境中。所有这些差异将不同的种在空间上隔离(深度或地理学上),或在时间上当条件改变时,相对于另一种更有利于某一种。因此,表面上看起来是均匀的环境,实际上含有的微环境,具有不同的光强和营

养盐浓度。

问题 3.10 在方程 3.7

$$(Xo + \triangle X) = Xoe^{\mu t}$$

因此，

$$\log e(Xo + \triangle X) - \log e(Xo) = \mu t$$

并且，

$$\mu = \frac{\log e(Xo + \triangle X) - \log e(Xo)}{t}$$

代入 Xo 值 2.5 mg C m^{-3}，$\triangle X$ 等于 1 小时内 0.2 mg C m^{-3}，则

$$\mu = \frac{\log e(2.5 + 0.2) - \log e 2.5}{1}$$

$$\mu = 0.9933 - 0.9163\ h^{-1} = 0.077\ h^{-1}$$

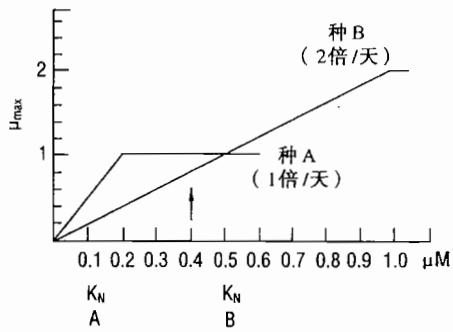
利用方程 3.10

$$d = 0.69/0.077\ h^{-1} = 8.9h$$

问题 3.11 (a)大约加倍时间为 9 小时，可转化为每天 2.7 代(24 h/9 h)，这是快速的生长率。

(b)这种生长率典型地出现于生活在热带上涌流区的浮游植物。

问题 3.12 借助绘图纸，你可表明，种 A 的生长率在硝酸盐的浓度为 0.2 μM 时，每天加倍 1 次，而种 B 的生长率在硝酸盐的浓度为 0.4μM 只有种 A 的 80%，因此在该浓度时，种 A 占优势。



问题 3.13 不同种的浮游植物，通常都不会超过它们的最大生长率。这是因为每一种都受到不同营养盐的不同 K_N 的限制。因此，在测定物种多样性时，K_N 值比不同的 μ_{max} 值更加重要。

问题 3.14 理论上可以，并且可用实验来证实。然而，在一广阔的水域应用逻辑斯蒂生长方程，并保持大量的高浓度营养盐介质，一般在经济上是难以做到的。另外，在海上是不现实的，因为有这么多不同的浮游植物种，生理需求各不相同，要想对选定的种进行加强培养是不可能的。还有，海上有许多其他的变量(如捕食)控制着浮游植物的种类组成，几种营养盐的叠加可能并不有利于所选定的种类。另一方面，在一相对小的水域，增加营养盐会增加整个生产量。

问题 3.15 在高纬度，只有在有足够的光辐射支持光合作用的季节里，才会有浮游植物的生产。冰相对是透光的，但厚冰覆盖将导致对浮游植物可用 PAR 光量的减少，因此，优势种是那些适应在低光强下生活的种类(即适应遮蔽)。水温会很低(<−1℃)，这将减少植物的活动(参看 2.2 节)。当海冰形成时(参看 2.4 节)有盐度变化。海冰与周围海水之间的盐度梯度会影响群落内浮游植物的种类组成。尽管环境条件严酷，某些浮游植物能够生长在冰之下和冰的裂缝中。它们形成极地食物链的重要部分。

问题 3.16 至少有 4 种可能出现的情况，其中之一是普通的，其他一些是比较特殊的。

1. 各种类型的浮游植物都会产生很大的水华，最终枯竭，导致氧含量降低及不能逃离这些无氧区的动物的死亡。

2. 几十种甲藻产生岩贝毒素，经食物链转移给对这类神经毒素敏感的脊椎动物。鱼类、鸟类和海洋哺乳类因岩贝毒素的累积而中毒或死亡。人类出现一种麻痹贝类中毒，那是由于食用了以有毒甲藻为饵料的贝类而引起。

3. 一种伪菱形藻(*Pseudonitzschia*)产生一种叫做 domoic 酸的神经毒素，它对食用污染贝类的海洋动物和人类具有类似的效应。

4. 由一种有毒鞭毛藻引起的西加鱼毒，是许多热带和亚热带国家常见的病情。

第四章

问题 4.1 水层环境缺少动物为逃避捕食者所寻求的隐蔽所。身体透明可使背景的色彩穿透动物的组织，因而提供了一种逃避捕食者视觉探测的理想方式。

问题 4.2 纽鳃樽用无性芽生法，快速地产生大量的新个体以对有利的环境做出反应。因此，常见纽鳃樽的大量集群。然而，以单体形式用芽生产生的所有个体，遗传上是等同的。纽鳃樽链的群集，使许多非等同的有性个体在基端靠拢，有利于杂交，这一过程使群体恢复了遗传的变异性。

问题 4.3 辐射光的红波长部分在水表面很快被吸收并被散射。能穿透深水的惟一光是光谱的蓝绿光部分。由于无红光反射，在蓝光下很难或不可能看到红色的身体。

问题 4.4 大多数个体夜间迁移至表面，但与幼龄个体相比，成体的白日分布较深。

问题 4.5 在春季和夏初迁移至浅层的桡足类，可利用高初级生产力周期内的丰富的饵料。冬季，当表层的饵料不丰富时，这些桡足类向较深处迁移，在那里依靠贮存的脂纺，或如赫尔果兰哲水蚤，它们也捕食其他的浮游动物。由于冬季生活在较深水处，桡足类避免了由风暴引起的湍流，还由于停留在暗处，因捕食而引起的死亡率也会减少。

问题 4.6 (a)浮游植物的密度(如以叶绿素 a 测量)时常与浮游动物的数目成反比，这是食草动物摄食的原因。然而，叶绿素的变化也可能是因 80 km 范围内取样水体的营养盐浓度差异造成的。

(b)浮游动物样品在夜间采自浅水(3 m)。由于昼日垂直迁移，可以预料，白日时间此深度的浮游动物数量将会显著地减少。

问题 4.7 甲壳类有坚硬的外骨骼。为了增长身体和产生更多的附肢，它们必需首先蜕掉外骨骼，扩张身体，然后再形成较大的外骨骼。

问题 4.8 大多数底栖无脊椎动物是具有有限活动能力的缓慢活动者，或永久性地附着在基底上，其整个成体阶段保持在有限的生物区域内。季节性浮游性幼虫的产生，为海流所携带，保证该种生物比生物成体有更广泛的分布。

问题 4.9 浮游植物中，硅藻和硅质鞭毛藻产生硅质的骨骼，钙板金藻形成钙质板，所有这些骨骼均见于沉积物中。在浮游动物中，有孔虫、异足类、有壳翼足类、无壳翼足类幼体以及底栖软体动物的面盘幼虫，都形成钙质的介壳或壳；放射虫形成硅质的骨骼。这些骨骼的遗骸出现在沉积物中，其中有孔虫、放射虫和有壳翼足类的遗骸最为常见。

问题 4.10 肉食性类群包括腔肠动物、环节动物、毛颚动物、端足类和 *Clione limacina*(一种无壳翼足类)。占优势的草食性的浮游动物包括磷虾、纽鳃樽、大多数桡足类和两种 *Limacina*(有壳翼足类)。

问题 4.11 若浮游生物均匀分布时，它的密度会太小，以致于啃食者和捕食者难以获得足够的食物。当食物成斑状分布时，动物能以较少的能量获得较多的食物，这使捕食者生长快并因此增强它们的存活能力。然而，这种解释仅适用于那些能主动寻找高密度食物的动物。有些浮游动物并非需要猎物的集中分布，取而代之的是利用被动的觅食方法。如许多水母、管水母和栉水母有触手，并将其伸向周围海水相当距离，以捕捉比较分散的猎物。

问题 4.12 鸡冠新哲水蚤进行与生殖和发育有关的季节迁移。图 4.22 表明，桡足幼体第Ⅴ期季分布在上层，夏末在变态至第Ⅵ阶段(成体)之前开始迁移至较深处。成体在 500～2 000 m 深水越冬并产卵；桡足幼体初期发育时向上迁移。

第五章

问题 5.1 (a)在相连的下一个营养级，生物个体的总数将减少；如，草食性浮游动物要比鱼类和顶级的捕食者的数量多很多。

(b)初级生产量要比次级生产量大的多。

问题 5.2 E_T 等于 0.166(25 g C m^{-2} a^{-1}被除以 150 g C m^{-2} a^{-1})。按百分比，大约 17%的净初级生产被转移至草食性桡足类的生产量。

问题 5.3 通常，随着猎物数在较高营养阶层的减少，捕食者会更多的活动并化费更多的能量去寻找食物。运动较多的动物呼吸耗能相对要高。因此，较高营养级种类的生产量相对要低于前一级的生产量，且 E_T 值也低。

问题 5.4 由于在大洋食物链中初级生产被转移至下一个营养级的量较少，E_T 值将减少。

问题 5.5 (a)在南大洋，所有营养级的生物量大约要高出一个数量级。

(b)南大洋辐散区的表面水是上涌的，因此营养盐含量高，初级生产力也高；优势的初级生产者是形成链状的硅藻，它们直接被大型浮游动物(磷虾类)摄食，而磷虾是须鲸的主要食物；由于食物链短，在初级生产者和最高的营养级之间损失的能量也较少。

问题 5.6 利用方程 5.2，并设定 n=2，由该食物链所能生产的最大鲭鱼量如下：

$$P_{n+1} = 300\ \text{g C m}^{-2}\text{a}^{-1} \times (0.1)^2 = 3\ \text{g C m}^{-2}\text{a}^{-1}$$

问题 5.7 许多其他的浮游原生动物是食细菌性的；这些动物包括有孔虫、放射虫和纤毛虫(尤其是铃状纤毛虫)。此外，纽鳃樽和许多不同类型的暂性无脊椎动物的幼虫也能捕捉和摄食细菌。

问题 5.8 北太平洋环流区其初级和次级生产量均低，因为营养盐浓度低(看 3.5.1 节)；因此，几乎没有什么营养盐底物为细菌生长所利用。淡水区接受来自河流径流的营养盐和有机物质，因而淡水的初级生产力高(参看 5.8)。细菌能利用从浮游植物和河流径流产生的有机质。

问题 5.9 由方程 5.4

$$Pt = (80 - 30)\frac{0.15 + 0.6}{2} + (30 \times 0.6 - 80 \times 0.15)$$

$$= 50(0.375) + (18 - 12) = 18.75 + 6 = 24.75\ \text{mg m}^{-2}$$

因此，每天平均生产量是 $0.56\ \text{mg m}^{-2}\text{d}^{-1}$，或约 $2\%\text{d}^{-1}$。

问题 5.10 (a)利用方程 5.10 解 K_1，

$$K_1 = \frac{5.0\ \text{mg}}{7.5\ \text{mg}} \times 100\% = 67\%$$

(b)利用方程 5.11 解 K_2，

$$K_2 = \frac{5.0\ \text{mg}}{(7.5\ \text{mg})(0.9)} \times 100\% = 74\%$$

问题 5.11 通常，大型硅藻链为相对大型的浮游动物(如磷虾)所摄食。另一方面，小型鞭毛藻一般为原生动物所消费。由此，初级生产者个体大小的转移，可能会引起优势草食者类型的明显的改变，并伴随着其后的所有较高营养级的变化。随着更多的营养级，进入到以鞭毛藻为主要初级生产者的生态系统中来，可以预料食物链的长度会增加。

问题 5.12 (a)强制函数是可用光量和营养盐浓度。

(b)生理函数包括浮游植物对光的反应；浮游动物和动鞭虫的啃食；栉水母，鲑鱼和微型浮游动物的捕食；细菌的分解；所有生物的生长率。注意，相位函数，像温度和消光系数图中未示出，但被包括在实际的模型中。

问题 5.13 消化系数 0.7m^{-1}指明，低的光照水平严重地防碍着植物的生长。浮游动物的生产受限于低的初级生产量。

问题 5.14 (a)若 30%的总生产被再生，则

再生的生产力：$300\ \text{g C m}^{-2}\text{a}^{-1} \times 0.3 = 90\ \text{g C m}^{-2}\text{a}^{-1}$

新生产力：$300\ \text{g C m}^{-2}\text{a}^{-1} \times 0.7 = 210\ \text{g C m}^{-2}\text{a}^{-1}$

新生产力与总生产力之比：$f-\text{比} = 210/300 = 0.7$

(b)这是一种中等的高生产力区(看表 3.5)，那里有相对大量的新生氮进入真光带。沿岸区，像陆架坡折区就有这样的生产力值

问题 5.15 持续渔获量的指数增加，是由于两个因素引起的；一个是与寡营养条件下相比，真光带

中总初级生产的增加(如图 5.21a 所示)。另一个是由于新生产力相对于总生产力的增加,这是由于更多的新硝酸盐从下面的营养跃层进入真光带;图 5.21b 示明这一点。

问题 5.16 浮游植物中的钙板金藻建造钙质的板。浮游动物中,有孔虫有钙质的壳,浮游软体动物(异足类、有壳翼足类和面盘幼虫)通常产生霰石壳。鱼类和海洋哺乳类的内骨骼也含有一些碳酸钙。此外,珊瑚和底栖软体动物的贝壳中,含有大量的碳酸盐。

问题 5.17 否,二氧化碳浓度从不会限制光合作用,因为 CO_2 库可由碳酸氢盐和碳酸盐离子释放而来。然而,硝酸盐浓度往往低,足以限制浮游植物对蛋白质的生产,因此,限制着总初级生产力。

问题 5.18 开放的大洋区典型地有 6 个营养级,如图 5.3 所示。将相邻营养级的转换效率相乘即得出答案:

$$1000 \times 20/100 \times (10 \times /100 \times 10/100 \times 10/100 \times 10/100)$$
$$= 0.02 \text{ g wet wt } m^{-2}a^{-1}$$

问题 5.19 从演化的意义而言,。以须鲸为顶级的短食物链(图 5.3 的Ⅲ级)是最近代的;硅藻首先出现在大约 1 亿年以前,鲸类出现在 0.55 亿年之前,这种食物链也是最有效的,在于它从初级生产者将最多的能量传递给顶级消费者。从演化的意义上看,开放大洋食物链的有些部分(图 5.3 Ⅰ)是最古老的;在甲藻和硅藻出现很久以前,绿藻就存在了,已知海洋原生动物出现在 6 亿年之前,然而,4 亿年之前,开放大洋食物链的顶级捕食者曾是水母,大洋的头足类(如 ammonites)或原始的鱼类(如鲨鱼),所有这些种类都存在于硬骨鱼类出现之前。

问题 5.20 地域性食物链要缩短一个营养级。若营养级之间的平均生态学效率是 10%,那么理论上,若所有其他因素都保持不变,则食浮游生物鱼类的可捕获量会增加一个数量级。然而,在这种情况下,新的捕食者会进入该海域并取代被除掉的种群。

问题 5.21 将每年渔获量换算为 $g\ m^{-2}$ 得出:

$$0.5t \times 10^6 \text{ g } t^{-1} = 0.5 \times 10^6 \text{ g wet wt}/10\ 000\ m^2 (wet\ wt\text{——湿重})$$

将鱼的湿重换算为干重:

$$(0.5 \times 10^6 g) \times 0.2 = 10^5 \text{ g}/10\ 000\ m^2, \text{或 } 10\ g \text{ dry wt } m^{-2} (dry\ wt\text{——干重})$$

将干重换算成碳:

$$10 \text{ g} \times 0.5 = 5 \text{ g C } m^{-2}a^{-1}$$

使用方程 5.2 并设定 n=2,因为从浮游植物到浮游动物再到沙鳗,有两个营养级,平均生态学效率可计算如下:

$$5 \text{ g C } m^{-2}a^{-1} = (200 \text{ g C } m^{-2}a^{-1})E^2,$$
$$E = \sqrt{5/200} = 0.16 \text{ 或 } 16\%$$

问题 5.22 例(a)最好是在封闭实验系统内进行研究,该系统内含有大量的海水和几个营养级,向里面投放不同浓度的杀虫剂。没有足够大的封闭系统可用来研究向河口倾废的效应研究,因此,最好是用计算机模拟模型来研究例(b)。在例(c),可在室内研究动、植物的生理特征。

问题 5.23 利用方程 5.9 得出

$$A = \frac{5 \text{ mg} - 0.75 \text{ mg}}{5 \text{ mg}} \times 100\% = \frac{4.25}{5} \times 100\% = 85\% \text{(效率)}$$

问题 5.24 理论上可以,但危险在于增加这么多营养盐会导致过多大量浮游植物的水华。形成的大部分生产量不能被牡蛎食用。大量的浮游植物的死亡,由于分解过程需要大量的氧,缺氧条件导致牡蛎的死亡。在这种情况下,增加营养盐需要慎重,还需要了解系统本身的状态。

问题 5.25 该海域的生产力最终将下降,因为这会将渔业群落中再生的氮消耗殆尽。

第六章

问题 6.1 大约 40 000 km(800 个网×50 km 长),从表面伸到 8 m 或 10 m 水深。800 个流网头尾相接可绕地球 1 圈半。

问题 6.2 新生的幼龄个体在暖水中发育较快；在冷水中，更多的能量需要用来维持体温，然而，在冷水环境中的夏季里，食物的浓度一般要比热带全年水域高的多，不管是成体还是幼龄个体都受益于饵料丰富的索饵场。

问题 6.3 南大洋企鹅的主要捕食种是海洋种类，尤其是海豹和齿鲸。在南极没有哺乳类的地面捕食者，但南极的一种鸟类，贼鸥，捕食企鹅的卵和稚鹅。

问题 6.4 它们的生殖力低，使它们对过捕特别脆弱，因为它们不能通过生殖，快速地补充它们的数量。

问题 6.5 两个国家均位于强劲的陆架上涌流带，该地区有几乎不断的新营养盐补充到真光带，这些营养盐通过食物链产生大量的鱼类。

问题 6.6 (a)是的，理论上任一种生长率小于捕食者生长率的种，由于捕食会导致 100%的死亡率。(b)实际上；在几个季节不会发生这种情况，随着越来越多的猎物被摄食，分布稀少，寻觅食物化费的能量也随着增大，通常捕食者总是摄食那些丰富度高的食物。若捕食者生长速度远大于猎物，则它们会转而摄食较大的食物，以获得单位猎物中更多的能量。

问题 6.7 一般，鱼类在幼、稚期生长最有效。图 6.11 的生长曲线指明，较老的动物(年龄级为 3^+)在大小上并不增加很多，但它们连续摄食猎物，包括捕食一些小型鱼类。因此，生物量产量将是最高，比较高的渔业效率是捕获大量的小型鱼，而不是捕获少量的大型鱼类。然而，对特定渔业而言，对问题的回答依成熟度的大小、温度、特定渔业方法和捕获物的价值而变化(如鲑鱼是大型鱼但价值远高于青鱼)。注意，表 6.2 中世界 8 个海洋渔业中有 5 个属于小型鱼类(鲱鱼、沙丁鱼、毛鳞鱼和青鱼)。

问题 6.8 整个海洋渔获量大约是每年 84×10^6 t(参看 6.7.1 节)。因此，海水养殖的产量占大约 6%。

问题 6.9 生产海域诸如群岛的背风一侧(3.5.6 节)、河口(3.5.5 节)和冷芯环(3.5.1 节)也应有良好的渔业潜力，因为这些区内富营养盐的下层水被混合带入真光层。

问题 6.10 理论上，所收获的海洋生物所在的食物链位置越往下，潜在的收获量就越高。实际上，世界上已经存在一些浮游动物渔业(如南极磷虾)。然而，在大洋中捕捞个体小的种类，经济上的花费要昂贵得多。因此，除非研制出特殊的技术，否则，鱼类(包括虾类和乌贼)仍然是最容易捕获的海洋蛋白质。

问题 6.11 成体种群大小改变 100%(10^3 的 99.90%指出，每条产卵雌鱼只获得 1 条存活的鱼；99.95%的死亡率指明，每 2 条产卵的雌鱼有 1 条鱼存活下来)。注意，死亡率的改变，从统计学分析，几乎是不显著的，但成体种群数量的变化是 100%。当讨论一个种时，这些差异会变的更加惊人，如鳕鱼，每年每条雌鱼产的卵超过 10^6。

问题 6.12 从顶级营养级除去食鱼的鱼类，会增加食浮游生物鱼类和大型食浮游生物的无脊椎动物，包括一些商业价值不高的种类，像海蜇。大量地捕获一个物种会给竞争种带来生态学上的利益，促使竞争种的数量增加(参看 5.2 节，从南大洋大量捕获须鲸的后果)。从中间层的营养级捕获很多生物量，会减少顶级捕食者的数量，像金枪鱼、齿鲸和鲨鱼。对大量杂鱼的偶尔捕获和倾倒，会增加水层和底栖腐生者的数量。目前，在渔业管理理论中尚未涉及到任何一个这类潜在的生态学后果，事实上，商业性捕捞确实导致了过捕渔区的生态学变化。

问题 6.13 由于海水养殖是在沿岸区进行的，养殖种类对温、盐变化幅度的忍受力较高。因为幼体所需条件与成体有所差异，对环境的变化比较敏感，由此，生活史中缺乏幼体阶段的种类易于培养。养殖者愿意养殖那些忍受在高密度条件下存活并生长的种类，而且生长率高，便于市场销售。

问题 6.14 由表 1(脚注)，大洋的总表面积大约为 362×10^6 km^2。环绕南极的鲸类保护区为 28×10^6 km^2，占世界大洋面积的 8%。

第七章

问题 7.1 这些类别的划分，是依据不同的藻种含有的不同的光合作用色素，而它们外表的色彩则

是次要的依据。例如，除了绿色的叶绿素以外，红藻含有大量的藻红素和藻青素。这些红色素吸收蓝绿波长光，但反射红光。正是反射的波长显示出海藻特有的色彩。

问题 7.2 蠕虫身体延长、相对细弱、软体而缺乏或近乎缺乏附肢的一类动物。这些解剖学特征很适合于生活在软底沉积物中或软底上，这在海洋中十分普遍。有些类群(如多毛类和须腕动物)，还不是典型的蠕虫状，而特化成为固着的管栖种。

问题 7.3 有许多防御捕食者的适应，包括蛤类和蜗牛钙质化的硬壳；海绵释放出一些难闻的气味；腔肠动物的刺细胞；海胆的棘刺；底内动物种的穴居行为；水螅和苔藓虫的隐蔽或不显眼的生长型。

问题 7.4 利用公式 $B=X\times\overline{W}$，225 天内所采蛤类的生物量为 378 $m^{-2}\times 9.910$ mg 或 3 746 mg m^{-2}。下面完整的表内，给出所有生长间期计算的生物量。方程 5.4 的第一项给出产生的生物量及通过捕食或其他死亡率所致生物量损失；当与生长间期之间的生物量相加时，可得出净生产量。因此，利用下式可计算 50 天和 225 天之间产生的生物量：

$$\text{种群内生物量的损失}=(X_1-X_2)\left(\frac{\overline{W}_1+\overline{W}_2}{2}\right)$$

$$=(990-378)\left(\frac{5.364+9.910}{2}\right)=4674\ \text{mg m}^{-2}\text{每 175 天}$$

或被 175 天除，生物量的损失$=27\ \text{mg m}^{-2}\text{day}^{-1}$。

将该项与生物量的改变相加得出净生产力的方程：

$$P_1=(X_1-X_2)\left(\frac{\overline{W}_1+\overline{W}_2}{2}\right)+(B_2-B_1)$$

因此，50 天和 225 天间期内的净生产力：

$$P_{175\text{天}}=(990-378)\left(\frac{5.364+9.910}{2}\right)+(3746-5310)$$

$$=612(7.637)-1564=3109.84/175\ \text{d}$$

$$\text{或 } P=17.77\ \text{mg m}^{-2}\text{d}^{-1}$$

所有生长间期的生物量损失和净生产值见下表：

表 7.2 北海蛤蜊种群的生产量资料

t (天)	X (个数 m^{-2})	平均重量 (mg)	生物量 (mg m^{-2})	生物量损失 (mg $m^{-2}d^{-1}$)	净生产量 (mg $m^{-2}d^{-1}$)
0	7045	1.416	9 976	411	317
50	990	5.364	5 310	27	18
225	378	9.910	3 746	14	66
398	289	44.286	12 799	12	36
616	246	73.542	18 091		

问题 7.5 缺乏浮游幼虫、活动缓慢或固着的无脊椎动物可被携带至遥远处，它们的卵、幼龄个体或成体附着在船体上或黏附在漂浮的物体上，如木片、海藻或瓶子上。浅表层生活种的卵，也可借助鸟的爪被传播。此外，少数几种蜗牛和双壳类种的幼龄个体或小型成体，也可借助分泌的粘液腺的悬浮作用，在水中漂浮。

问题 7.6 (a)表 4.1 列举了具有终生浮游生物成员的 8 个门；表 7.1 列举了 16 个海洋底栖生物门。尽管两个表忽略了一些例外的种(如一种浮游性的棘皮动物，和底栖毛颚类的一个属)，底栖动物的类型要比浮游生物多得多。

(b)差异的原因是，与比较均匀的水体相比，底栖生境有高度的物理变化。

问题 7.7 具有卵黄营养浮游幼虫的底栖种类产生(a)相对少量的年幼个体，浮游生活维持时间很短。(b)因此，扩散的距离距成体种群不是很远。(c)相对于浮游营养的幼虫，幼虫的死亡率低。(d)成体种群的大小在一个长的时间周期内保持相对稳定。(e)这些因素指明 P/B 比相对要小。这里列举的所有特征都是 K 选择种的属性。

问题 7.8 叠层石的向上生长大约每年 0.5 mm。因此，

$$1.5\ \text{m}=1\ 500\ \text{mm}$$

$$\frac{1\ 500\ \text{mm}}{0.5\ \text{mm a}^{-1}}=3\ 000\ \text{a}$$

解方程得出年龄为 3 000 年。

第八章

问题 8.1 在潮差较高的地方，快速的水交换带进较多的营养盐和浮游生物。增加的营养盐导致较高的底栖初级生产力，因此，也为啃食动物带来较多的食物。随着浮游植物和浮游动物数量的增加，也为底栖悬浮食性动物带来了更多的食物。由此，在潮差大的海域，底栖植物和动物的生物量也高。

问题 8.2 砂间种类个体很小，这限制了每个个体所能产生的幼龄个体数。若生殖力低，则死亡率也低，以确保种群的存活。直接发育或育儿保护，确保后代处于一种有利的环境中，减少被浮游捕食者或底栖滤食者摄食的机会。

问题 8.3 不需要。H_2S 是细菌还原硫酸盐的副产品，尽管它的出现是令人讨厌的，但这是一个自然的过程。然而，H_2S 的产生是污染的指示，指明那里有大量分解的有机质在消耗着氧。

问题 8.4 沉积物颗粒的直径越小，单位体积沉积物的表面积越大。因此，更多的空间可用于表栖海藻的附着。

问题 8.5 生理上，许多淡水和海洋种类由于盐度的压力，在河口区是不能生存的。然而，对那些能忍受盐度变化大的种类，富生产力的河口湾提供了丰富的食物源。同时，河口也是一个比较隐蔽的环境，相对于具有许多种的地区而言，这里的竞争要少的多。

问题 8.6 (a)大陆西海岸的特征是有上涌流但平均水温太低，不适于珊瑚礁的生长。

(b)这些河流排放具有高浓度沉积物的大量淡水入海。所形成的低盐度高浊度的混合水，被盛行的海流带向北部。低盐度和高浊度均妨碍或抑制珊瑚礁的生长。

问题 8.7 是的，但这些是非造礁珊瑚。非造礁石珊瑚与虫黄藻无共生关系，因此，它们的营养和生长不需要光。

问题 8.8 是的，靠近陆地水域的营养盐浓度高于热带大洋的中间部分，因此，堡礁应有较高的生产力。

问题 8.9 红树林的净初级生产力(350～500 g C $m^{-2}a^{-1}$)远高于热带大洋水浮游植物的生产力，后者大约为 75 g C $m^{-2}a^{-1}$)。

问题 8.10 大型海绵是底上动物，附着在坚硬的基底上，它们都是悬浮食性者，借助产生的水流滤食来自水体的小型浮游生物和细菌。坚硬的基底加之丰富的悬浮的有机颗粒，最常见于浅海。这就是为什么这类海绵在 2 000 m 以浅海域最丰富。海参或者是底上动物，或是底内动物，依种类而异，但大多数为沉积食性者，或碎屑食性者；因此，这一类群能成功地生活在深海软底之上或其中，可从沉积物的碎屑或有机物质中获得足够的营养。

问题 8.11 底栖生物和浮游动物随水深的增加，其生物量均快速地下降。从表面至 1 000 m 深，两个类群的生物量下降 1～2 个数量级，从 1 000 m 到 4 000 m 又减少一个数量级。

问题 8.12 假定一个死亡的硅藻细胞，以活细胞两倍的速率下沉，由此每天下沉速率最大可达约 60 m，到达 5 700 m 深处需要 95 天。实际上，下沉的细胞常以粘液块状集群的形式，由于集群的块较大，下沉的速率也要快的多。

问题 8.13 除了个体大小之外，廷达蛤有许多 K—选择种的特征。它生活在温度和盐度恒定的可

预测的环境中，它生长缓慢，很晚才达到性成熟，生命周期长。廷达蛤的个体小指明，它产生的后代很少。P/B 比也低。相比较，依据课文描述的特征，钻木的蛤类是 r—选择种的例子。

问题 8.14 2 500 m 深处的温度通常在 2 ℃～4 ℃。

问题 8.15 在 2 500 m 深处生物量一般不超过 20 g m^{-2}。加拉帕戈斯热液口群落的生物量为 20～30 k g m^{-2}，或高出 2 000～3 000 倍。至今所研究的所有热液口的生物量至少是正常深海群落的 500～1 000 倍。

问题 8.16 两种群落为小动物提供了最大的保护。许多动物，特别是适应于这些群落的动物生活在隐蔽处，受到保护，以逃避像鸟类和迁移性鱼类的捕食。

问题 8.17 尽管某些个体在空间竞争中让位于快速生长的种，但系统通常保持在各种物理和生物因素所控制的通量状态中。例如，草食动物增强的摄食会减少海藻的生物量，捕食者消除了礁上的动物。快速生长的生物面临着激烈的捕食。对动物而言，摄食丰度高的食物要比摄食丰度低的食物，效率要高的多。草食性动物也会消除结壳丛生的生物，由此，为下沉的幼虫或海藻孢子连续创造新的空间。礁体上每种幼虫补充成功的机会，随时间也在改变，因此，种群的数量处于动态演变过程。物理环境的波动，如温、盐或风暴有关的变异性，某些时候有利于某些种，而在另外一些时间有利于另一些种。

问题 8.18 海平面每 100 年升高 2 m 等于每年 2 cm，至少某些珊瑚和珊瑚礁能有这样的生长率。增加的水深及随之而来的海水温度的升高，将影响某些珊瑚种类的生长和存活。然而，应当记住，尽管这段地质时期也出现过比较大的海平面的变化，珊瑚礁已存活了 2.5 亿年之久。

问题 8.19 两种群落均分布在潮间带上部，盐度波动大，占优势的种类是耐盐、直立、空中贮存生物量的有花植物(被子植物)。红树林和盐沼草的根系，因减缓水的流速和保留沉积物而有利于沉积，因此，它们可稳定海岸线。这些植物含有大量折射性结构成分，草食性动物难以消化它们，因此，这两种群落都以碎屑食物链为基础。此外，两种群落都支持着一些陆生动物以及一些海洋种类。

问题 8.20 甲壳类是浮游动物中数量最大的类群，所有这些动物在每次增长之间都蜕去它们的外骨骼。例如，桡足类因蜕皮而划分为 12 个明确的生活史阶段，由此，达到成熟阶段的每一个桡足类都有 11 次蜕皮贡献给向下的有机质通量。总的说来，甲壳类的蜕皮是水体中极其丰富的物质源。然而，甲壳质的营养价值低，大多数通过分解壳质细菌的作用而被转换成细菌的生物量。

问题 8.21 尽管许多生物的食物有限，且生活在很高的压力下，但深海的有些特征对生命是有利的。包括，稳定的黑暗有助于避敌，温度恒定不需调节代谢适应，及稳定的盐度不需要调节渗透压以改变盐度的浓度。

问题 8.22 化能合成细菌出现在光合作用海藻之前，最早的海洋食物链必定是基于化能合成的。

问题 8.23 (a)超深渊海沟、热液口和硫化物冷渗处，都含有高比例的地方特有种，而这些种不分布在这些特有的群落之外。

(b)所有这些群落所处的相似生境，在空间上是隔离的；例如，热液口相隔几百千米。因此，扩散的成功性是非常有限的，该群落的动物区系被隔离。同样，所有这些群落都有其特殊的环境条件，需要高度的适应，由此，许多动物由于这些限制而从这些群落中被排除。

第九章

问题 9.1 寒冷的环境波浪作用很弱，从大规模溢油中相对恢复速率要低。这是因为，这类生境下的生物具有典型的生长率缓慢和长的生活周期，由于波浪作用小和湍流弱，石油分散的速度也不是很快。同样，在低温下，石油的生物降解过程进行的缓慢。

问题 9.2 一种明显的办法是塑料制品的再利用；另一种方法是限制商船和渔船向海里倾倒垃圾，限制塑料厂和海运时塑料垃圾的排放。同时，应鼓励新型生物降解塑料的研制和使用。

问题 9.3 最大的影响可能出现在夏季，这是因为能量需求最高(空调使用)，而环境接受排放水的温度最高。对许多生物而言，这时的海水温度已接近它们的所能耐受的上限，附加的热量会超过这一界限。

问题 9.4 只有不多的几条河，一条是加拿大的马更些河流入北冰洋。在西伯利亚有几条大的河流入北冰洋，但至少有些河流将后方流域的一些污染物携带入海。

问题 9.5 其他一些对海洋生物的人类影响包括，由于筑坝而导致的沿岸盐度的变化；近海设置石油平台的影响；旅游者对海滩生态的影响。同时，人类活动也带来一些有利的变化，包括构建人工鱼礁和海水养殖。

问题 9.6 不太可能，但有可能借助将渔业捕捞减少到某种持续稳定的水平上，而把影响降低到最小程度。

问题 9.7 污水排放可有其有利的影响。尽管不需要这种影响，污水含有营养盐，可潜在地使寡营养盐水变肥并有利于食物链。然而，这种加肥不应扩展到某些限制性海域，如珊瑚环礁，因浮游植物、底栖藻类和海草生长的加强会导致珊瑚的死亡。

问题 9.9 由于某些污染物被吸收到沉积物颗粒上，然后沉降到海底，A 河口水的污染物浓度低，但沉积物中的污染物含量高。

词汇表

非生物因子(Abiotic factors) 非生物的;指环境的化学、物理和地质的特征。

深渊带(Abyssal zone) 深约 2 000 m 至 6 000 m 之间的底栖带。

深渊层(Abyssopelagic zone) 深 4.000 m 至 6 000 m 之间的水层。

辅助色素(Accessory pigments) 除叶绿素之外能捕捉光子用于光合作用的植物色素;如胡萝卜素和藻胆素。

吸附(Adsorption) 液体中的离子或分子粘附到液体中悬浮颗粒体的表面上。

平流(Advection) 水的水平或垂直运动。

需氧的(Aerobic) 生活在有氧的条件下。

无颌类(Agnatha) 原始鱼类的一个纲,包括盲鳗和七鳃鳗。

非造礁珊瑚(Ahermatypic corals) 缺少共生虫黄藻的非造礁珊瑚。

海藻(Algae) 多样化的一群海洋植物,从单细胞的浮游生物种类,到大型底栖海藻;海藻缺乏真正的根、茎和叶,也不开花结种。

端足类(Amphipods) 身体侧扁、浮游或底栖的甲壳动物。

溯河的(Anadromous) 指成体生活史的大部分在海中度过但生殖时游向淡水的鱼类。

厌氧的(Anaerobic) 生活在无氧的环境中。

被子植物(Angiosperms) 包括红树林、岩沼草和海草。

无氧(Anoxic) 缺氧。

珊瑚虫纲(Anthozoa) 腔肠动物门的一个纲,包括海葵和珊瑚。

反气旋性(Anticyclonic) 在北半球顺时针方向运动,在南半球反时针方向运动。

无光带(Aphotic zone) 阳光穿透不到的那部分海洋。

海鞘(Appendicularia) 幼形类被囊动物。

文石(Aragonite) 在翼足类和异足类的壳内以及珊瑚骨骼内碳酸盐的存在形式。

海鞘类(Ascidiacea) 见海鞘类。

被同化的食物(Assimilated food) 摄取的食物中被动物吸收和利用的那部分食物,其余部分作为粪球被排出。

同化效率(Assimilation efficiency) 摄食的食物中被动物同化的百分比。

同化指数(Assimilation index) 单位时间单位叶绿素 a 固定的碳量,初级生产力的一种度量。

环礁(Atoll) 珊瑚礁的一种类型。环绕着下沉的火山岛生长,中间是浅水的泻湖。

衰减(Attenuation) 由于海水的吸收和散射而导致的光能的减少。

自养(Autotroph) 指用无机化合物合成自身有机质的生物;也称作初级生产者。

复大孢子(Auxospore) 经一段无性分裂之后复制起始大小的硅藻生殖细胞。

营养缺陷型(Auxotroph) 生长需要某种有机化合物如维生素的浮游植物。

硅藻纲(Bacillariophyceae) 海藻的硅藻纲。

细菌性浮游生物(Planktonic bacteria) 浮游性细菌。

食细菌者(Bactivores) 主要摄食细菌的动物。

须鲸(Baleen whales) 利用特化的角质板(鲸须)滤食的种类。

藤壶(Barnacle) 一种典型的底栖滤食性甲壳类,具有钙质板,永久性地附着于基底上生活。

堡礁(Barrier reef) 一种典型的珊瑚礁,距岸边有些距离,堡礁与岸边之间有水。

深海带(Bathyal zone) 200 m 至大约 2 000 m 之间水深的底栖带。

深层带(Bathypelagic zone)　1 000 m 至 4 000 m 之间的水层。

海底(Benthic)　指海底环境。

底栖边界层(Benthic boundary layer)　紧靠海底上面的水层,从海底向上伸展至 10 m 到几百米。

底栖生物(Benthos)　栖息于底栖环境的动物或植物。

生物堆积(Bioaccumulation)　随时间生物体内积累的物质(如金属,氯烃)它不属于生物分泌的物质。

生物侵蚀(Bioerosion)　各类生物对基底的分解,如对珊瑚礁碳酸钙的分解。

生物指示种(Biological indicators)　生活在相对窄的温一盐范围的水层生物,它们的出现指示具有某些环境特征的特定的水团。

生物发光(Bioluminescence)　活体生物发出的光。

生物放大(Biomagnification)　由生物累积增加的组织中的污染物浓度,通过食物链出现在下一营养阶层,最终导致顶级捕食者的物质浓度(如氯烃)最高。

生物量(Biomass)　生物的个体数目(在单位面积或体积或区域)乘以个体的平均重量。

生物性因素(Biotic factors)　生物性的;指由生物的活动而产生的环境影响,如竞争种,捕食者等等。

生物扰动(Bioturbation)　底内动物通过运动和摄食活动对软底沉积物产生的扰动。

两极种(Bipolar species)　分布在南大洋和北极水域的种类,但不出现在中间纬度区。

双壳类(Bivalves)　具有两瓣壳的软体动物,如蛤、贻贝。

水华(Bloom)　高密度浮游植物的突然出现,由增加的生殖作为对有利环境条件的响应所致。

蓝绿藻(或细菌)(Blue-green algae)　属于蓝细菌的一类光合作用生物。

腕足类(Brachiopoda)　底栖、固着、滤食性动物的一个门,具有两瓣钙质壳。

半咸水(Brackish water)　由淡水和海水混合而形成的盐度减少的水。

苔藓虫(Bryozoa)　属于外肛动物的一群固着的群体动物。

副渔获物(By－catch)　渔业作业时偶尔捕获的不需要的海洋动物。

钙化(Calcification)　钙和碳酸盐离子结合形成钙质骨骼的过程。

方解石(Calcite)　碳酸盐的一种形式,存在于有孔虫和大多数底栖软体动物壳内。

卡路里(Calorie)　在 15℃时,使 1g 水升高摄氏 1 度所需热量。

食肉动物(Carnivore)　专门或主要摄食其他动物的动物。

降海产卵的(Catadromors)　指在海中产卵但成体生活主要在淡水中度过(如鳗鲡)。

单位努力量渔获量(Catch-per-unit-effort,CPUE)

鲸目(Cetacea)　海洋哺乳类的一个目,包括鲸类和海豚。

毛颚动物(Chaetognaths)　终生浮游生活的一个动物门,不分节的箭状蠕虫。

化能自养生物(Chemoautotrophs)　一类细菌,它们利用甲烷和硫化氢中含有的能量,将二氧化碳还原并获得有机物质。

化能合成作用(Chemosynthesis)　借助氧化无机化物,例如氨、甲烷和硫,所获得的能量将 CO_2 还原为有机化合物。

角质(Chitin)　形成甲壳类外骨骼坚硬部分的角质物质;生化上它是一种碳水化合物葡糖胺的聚合体。

分解角质的细菌(Chitinoclastic bacteria)　分解角质的细菌。

叶绿素(Chlorophyll)　捕捉光子用于光合作用的一组绿色植物色素。

叶绿素最多(Cchlorophyll maximum)　单位水体中叶绿素含量最大的深度处。

软骨鱼纲(Chondrichthyes)　鱼类的一个纲,包括鳐、魟和鲨鱼。

脊索动物门(Chordata)　动物的一个门,包括浮游性纽鳃樽、幼形类被囊动物,底栖海鞘和脊椎动物。

西加鱼毒中毒(Ciguatera fish poisoning CFP) 热带和亚热带国家一种常见病,因食用了累积毒素的鱼所致,这种毒素来自附着于海藻上的甲藻。

纤毛虫(Ciliates) 浮游性或底栖性原生动物,具有毛状结构的纤毛,用于运动,在某些种纤毛还用于摄食。

枝角类(Cladocea) 具有双壳的浮游甲壳类。

有刺胞动物(Cnidaria) 动物的一个门、包括海蜇、海葵和珊瑚;又名腔肠动物。

壳板藻(Coccolithophorids) 小型,有鞭毛,单细胞浮游植物,细胞壁上有钙质板(Coccoliths)。

腔肠动物(Coelenlerates) 有刺胞动物门的动物。

股(Cohort) 在同一时间产生的一类生物;一代。

冷芯环(Cold core ring) 一种旋转的水体,具有相对低温和高的生产力。

群落(Community) 一个生态学单元,由栖息在一特定区域内的各种微生物、植物和动物种群构成。

补偿深度(Compensation depth) 光合作用固定的有机质的碳量与 24 小时内植物所消耗的碳量相等的那一深度;这也是真光带的下界。

补偿光强(Compensation light intensity) 植物的光合作用生产恰与呼吸消耗相等的光照量。

竞争(Competidion) 当必需资源受到限制时,所导致的生物之间的相互作用。

大陆架(Continental shelf) 海洋与大陆的联结区,从永久性的的浸没线至坡度明显增加的大约 200 m 深处。

大陆坡(Continental slope) 从大陆架的处缘至平坦海底的相对坡度陡的斜坡。

辐合(Convergence) 不同的水团汇合一起,通常导致表面水的下沉。

桡足幼体(Copepodites) 继无节幼体期之后,桡足类的生活史阶段,桡足幼体 Ⅵ 期为成体阶段。

桡足类(Copepods) 一类小型浮游的,底栖的或寄生的甲壳类;在大多数海域,网采浮游动物中通常是数量上占优势的终生性浮游生物种类。

珊瑚(Coral) 属于腔肠动物门珊瑚虫纲的一类底栖动物(时常是群体的),具有钙质的外骨骼。

普生种(Cosmopolitan species) 具有很广阔的地理分布的那些种;广泛地分布于大西洋、太平洋和印度洋。

反向遮蔽(Countershading) 指动物背腹面的色彩差异用以对付借助视觉捕食者的一种保护机制。

海百合(Crinoids) 棘皮动物的一个纲,包括海羊齿和海百合。

临界深度(Critical depth) 水体中产生的光合作用总生产量(从海表面到临界深度),刚好等于同一深度层浮游植物总呼吸作用消耗的能量的那一深处。

临界相(Critical phase) 鱼类从孵化到卵黄囊被吸收的一段生活史。

甲壳类(Crustascea) 主要是水生节肢动物门的一个大纲,其特征是有分节的身体、成对的附肢和角质的外骨骼。

栉水母(Ctenophores) 胶体状浮游动物,具有 8 个纵排的愈合的纤毛板(Ctenes)用于游泳。

蓝细菌(Cyanobacteria) 能行光合作用的一个纲,其中有些种具有固氮能力。

气旋性(Cyclonic) 北半球反时针方向运动,南半球顺时针方向运动。

腺介幼虫(Cypris) 藤壶生活史中继无节幼体之后的一个幼体阶段。

胞囊(Cysts) 甲藻的休眠期,在有利的条件下萌发产生游泳细胞。

二氯二苯乙烷(DDE,Dichlorodiphenyl—ethane) 杀虫剂 DDT 分解的衍生物。

二氯二苯三氯甲烷(DDT) 化学杀虫剂。

十足类(Decapods) 一群大型甲壳类,包括蟹,龙虾,小虾和对虾。

分解者(Decomposcr) 将死亡的有机质分解为无机形式的生物。

分解(Decomposition) 通过细菌的媒介作用,将有机质分解为无机成分。

声散射层(Deep scattering layer) 因动物的集中而引起的声反射层。

底层(Demersal) 生活在近海底的水层种;参看底上。

脱氮(作用)(Denitrification) 由硝酸盐还原为氮化合物的过程。

密度(Density) 物理的含意是每单位体积内的物质;生态学含意是单位体积或面积内的个体数目。

沉积性摄食(Deposit feeding) 摄食海底表面或沉积物内的有机颗粒。

食腐屑者(Detritivores) 主要摄食碎屑的动物。

碎屑(Detritus) 有机碎屑。

滞育(Diapause) 发育或生长的停止期,伴随着代谢的极大下降。

硅藻软泥(Diatomaceous ooze) 沉积物中至少有30%的颗粒是由硅藻的骨骼遗骸组成。

硅藻(Diatoms) 具有硅质外骨骼的单细胞浮游植物。

昼夜(Diel) 指具有24小时周期性出现的事件。

昼夜垂直迁移(Diel vertical migration) 具有24小时周期性的水层种的垂直迁移。

甲藻(Dinoflagellates) 具有两根鞭毛的单细胞浮游生物,有些种类具有纤维质的壳。

弱光层(Disphotic zone) 位于真光层和无光层之间的弱光区。

溶解(Dissolution) 钙质骨骼分解为溶解的钙和碳酸盐离子。

每日的(Diurnal) 指昼日出现的事件。

全日潮(Diurnal tide) 每一个潮汐日出现一次高潮和一次低潮。

辐散(Divergence) 离岸或离开共同中心的水平流,通常导致上涌流。

多样性(Diversity) 参看物种多样性。

溶解有机质(DOM) 溶解有机质的缩写。

多蒙酸(Domoic acid) 硅藻(Pseudonitzschia)产生的一种神经毒素。

加倍时间(Doubling time) 种群大小加倍所需要的时间。

下降流(Downwelling) 水的下沉。

棘皮动物(Echinodermata) 海洋动物的一个门,包括海星、海胆以及扁形海胆。

海胆纲(Echinoids) 棘皮动物的一个纲,包括海胆和扁形海胆。

螠虫(Echiura) 海洋底栖蠕虫的一个门。

生态学效率(Ecological efficiency) 从某特定营养级输出的能量与该营养级得到的能量之比。

生态系统(Ecosystem) 生活在一大型地理区内的非生物环境及一个或多个生物群落共同构成的一个生态单元。

涡动(Eddy) 水的环形运动。

排粪(Egestion) 未被利用的食物作为粪便被排出。

厄尔尼诺(El Nino) 一种气候变化,包括赤道太平洋变暖及这一温暖、低营养的表面水的侵入而使进入秘鲁沿海真光带的上涌流受到抑制。

板鳃类(Elasmobranchs) 软骨鱼类;鲨鱼和鳐类。

特有种(Endemic) 只局限于特定环境内的生物。

肠鳃类(Enteropneusts) 属于半索动物的一类底栖海洋蠕虫。

挟带(Entrainment) 如在河口出现的咸水与淡水的混合。

环境(Environment) 生物生活条件的总称,包括非生物因子(如光、温度)和生物条件(如捕食者、竞争者)。

浅水底的(Epibcnthic) 与海底生活有关联的水层种类。

底上动物(Epifauna) 生活在或附着在基底表面的动物。

海洋上层带(Epipelagic zone) 从表面至大约200~300 m深处的海洋上层区。

附植植物(Epiphytes) 生长在其他植物表面的植物。

砂面海藻(Epipsammic algae) 生活在砂粒表面上的那些种类。

附表海藻(Epontic algae) 生活在海冰内的海藻。

平衡种(Equilibrium species) 指这样一些种,个体相对大、生长率低但寿命长、产生的后代少、相对稳定的种群大小并生活在环境承载力或接近承载力的环境中,即所谓的 K—选择种。

河口(Estuary) 半隔离的沿岸区,这里的海水因淡水的排放而被冲淡。

磷虾类(Euphausiids) 虾状,终生浮游生活的甲壳类;俗称磷虾。

真光带(Euphotic zone) 接受到足够的光强以支持浮植物光合作用的海洋表面水。

广深性的(Eurybathic) 能容忍大幅度的深度变化(压力)。

广盐性的(Euryhaline) 能容忍大幅度的盐度变化。

广温性的(Eurythermic) 能容忍大幅度的温度变化。

富营养的(Eutrophic) 营养盐含量高且支持着高生物生产力的海域。

分泌(Excretion) 代谢过程中产生的废物的排除,通常以尿素和氨的形式。

消光系数(Extinction coefficient) 特定深度光强与海表面光强之比。

渗出(Exudation) 浮游植物溶解性代谢物的释放。

f—比(f—ratio) 新生产力与总生产力(新生产力+再生生产力)之比。

繁殖力(Fecundity) 卵或幼龄个体的生产率。

超微微型浮游生物(Femtoplankton) 0.02～0.2 μm 的浮游生物(病毒)。

滤食性摄食(Filter feeding) 参看悬浮性摄食。

食物链(Food chain) 按线性序列组合的一类生物,其中每一种类为序列中更高一类的食物。

食物网(Food Web) 群落中摄食相互作用的一种图解式表述。

有孔虫(Foraminifera) 浮游生活或底栖生活的原生动物,具有钙质外骨骼和伪足。

有孔虫软泥(Foraminiferan ooze) 含有 30%或更多有孔虫骨骼的沉积物。

缘礁(Fringing reef) 珊瑚礁的一种类型,直接附着在陆块上,它与陆地之间没有泻湖相隔。

藻壳(Frustule) 硅藻的外骨骼。

凝胶态的浮游动物(Gelatinous zooplankton) 质脆的浮游动物,缺乏硬的外骨骼,凝胶组织中水分含量高;如海蜇、管水母、栉水母和纽鳃鳟。

世代期(Generation time) 单位时间产生的世代数。

克碳(Gramme carbon)(g C) 按样品中碳重量表示的生物量。

啃食(Grazing) 草食性动物对植物的摄食。

总光合作用(Gross photosynthesis) 光合作用生产的总量,呼吸消耗。

总初级生产量(Gross primary production) 光合作用固定的有机质的总量。

生长效率(Growth efficiency) 每单位摄食食物所得的生长量(总生长效率)或单位同化食物所得生长量(净生长效率)。

无壳翼足类(Gymnosomes) 终生浮游性的,无壳的蜗牛。

涡流(Gyre) 一种水的环流,尺度大于涡动(eddy)。

生境(Habitat) 一种植物或动物所栖息的地方。

超深渊带(Hadal zone) 6 000 m 至大洋最深处的底栖带。

超深渊水层(Hadalpelagic) 6 000 m 至大洋最深处的水层区。

半衰期(Half—life) 一种物质的放射性下降至一半所需时间。

盐跃层(Halocline 盐度随深度变化最大的层。

食植动物(Herbivore) 专性或主要摄食植物的动物。

雌雄同体(Hermaphrodite) 既产生雄性又产生雌性配子的动物。

造礁珊瑚(Hermatypic coral) 组织内含有虫黄藻的一类造礁珊瑚。

异足类(Heteropods) 具有单一游泳鳍的终生浮游性蜗牛。

异养者(Heterotroph) 利用有机物质作为食物的生物。

高潮(High water) 涨潮时海水所达到的最大高度。

HNLC区　营养盐浓度高但叶绿素浓度底的海区。

终生浮游生物(Holoplankton)　终生生活在水层中,浮游生物群落的永久性成员。

海参纲(Holothuroidea)　由海参类构成的棘皮动物门的一个纲。

恒温动物的(Homoiothermic)　温血的,能调节内部体温。

水螅虫(Hydlroids)　底栖群体生活的腔肠动物,其中有些种类可产生自由游泳的水母体。

静水压力(Hydrostatic pressure)　一特定深度上覆水体所产生的压力。

高盐环境(Hypersaline)　盐度 40 或超过 40 以上的水域。

鱼类性浮游生物(Ichthyoplankton)　浮游性鱼卵和鱼类幼体。

底内动物(Infauna)　生活在海底沉积物内的动物。

红外线(Infrared)　光的非可见波长,波长大于 780 nm,可使海洋增温。

摄食(Ingestion)　吞噬食物的行为。

砂间动物(Interstitial fauna)　生活在软底沉积物内颗粒之间隙中的生物。

潮间带(Intertidal zone)　位于高潮线和低潮线之间的地区,它周期性地暴露于空气中。

等足类(Isopods)　甲壳纲的一个目,一般身体平扁,包括一些浮游和底栖种类。

等温线的(Isothermal)　温度相等的等温线。

海蜇(Jellyfish)　参看水母。

K－选择　一种生活史图型,物种生存适应强、效率高,而不是产生大量的幼龄个体,参看平衡种。

巨藻(Kelp)　一类巨型的褐藻,生活在中、高纬度的潮下带。

关键种(Keystone species)　通过摄食活动维持群落结构的种,没有这些种群落将会发生重大变化。

磷虾(Krill)　磷虾类;一般特指南大洋的大磷虾(Euphausia superba),该词来自古挪威一词 Kril,曾将该词用于这类多样化的动物如蠕虫和幼鱼。

泻湖(Lagoon)　被环礁所环绕的水体,或位于大陆和堡礁之间的水体。

幼形类被囊动物(Larvacea)　属尾索动物门的一类浮游动物,它构筑一粘液状的套子并滤食微型浮游生物。

卵黄营养幼体(Lecithotrophic larvae)　依赖卵黄而不摄食浮游性食物的季节浮游生物幼体。

潮间带(Littoral zone)　潮间带。

低潮(low water)　落潮达到的最小高度。

大型底栖生物(Macrobenthos)　参看大型动物。

大型动物(Macrofauna)　大于 1.0 mm 的底栖动物。

大型植物(Macrophytes)　大型可见的植物(如红树林,岩石海藻和海草)。

大型浮游生物(Macroplankton)　个体大小在 2～20 cm 之间的浮游动物。

红树林沼泽(Mangal)

红树林(Mangroves)　指各种各样耐盐的树木和灌木,在热带和亚热带的许多潮间带区占优势。

海水养殖(Mariculture)　海洋种类的人工栽培。

海洋雪花(Marine snow)　大于 0.5 mm 的碎屑集合体,其成分包括粪球、幼形类被束动物的空囊,翼足类的摄食网和来自活体生物的其他材料以及有关的细菌。

水母(Medusae)　属于腔肠动物门的钟形的浮游动物;"海蜇"。

大眼幼体(Megalopa)　蟹类继蚤状幼体之后的幼体阶段。

巨型浮游动物(Megaplankton)　个体大小介于 20～200 cm 之间的浮游动物。

小型底栖生物(Meiohenthos)　参看小型动物。

小型动物(Meiofauna)　生活在沉积物中,个体大小从 0.1～1.0 mm 之间的动物,又名砂间动物。

季节浮游生物(Meroplankton)　生活史中只有一部分阶段是在水体中度过的浮游生物,通常指底栖性或游泳性成体的卵和幼体。

海洋中层带(Mesopelagic zone)　从海洋表层带(200～300 m)底部至大约 1 000 m 深处之间的水

体。

中型浮游生物(Mesoplankton) 个体大小位于 0.2～20 mm 之间的浮游生物。

中间营养的(Mesotrophic) 营养盐含量中等,生物生产力中等的海域。

微型底栖生物(Microbenthos) 参见微型动物。

微生物环(Microbial loop) 由细菌和原生动物调节导致的营养盐的再生及其返回到食物链的过程。

微型动物(Microfauna) 个体小于 0.1 mm 的底栖动物,主要是原生动物。

微型植物(Microphytes) 微型底栖植物。

小型浮游生物(Microplankton) 大小在 20～200 μm 之间的浮游生物。

矿化(Mineralization) 有机物分解为无机物的过程。

混合层(Mixed layer) 被风混合的水层,因此该层是等温的。

混合营养(Mixotrophy) 摄食方式不局限于一种,以便利用不同的食物源。

软体动物(Mollusca) 动物的一个门,包括蜗牛、蛤和乌贼。

黏液(Mucus) 黏稠的分泌物,主要由蛋白质和多糖组成。

糠虾(Mysids) 甲壳纲中似虾状的一个目,大多是浅海底生活的。

须鲸(Mysticetes)

微型浮游生物(Nanoplankton) 个体大小在 2～20 μm 的浮游生物,包括某些浮游植物和某些原生动物。

无节幼体(Nauplius) 甲壳类自由生活的幼体阶段。

小潮(Neap tides) 潮汐范围最小时的上弦小潮和下弦小潮。

游泳生物(Nekton) 能克服海流主动游泳的水层动物;包括成体乌贼、鱼类和海洋哺乳类。

刺细胞(Nematocysts) 分布在腔肠动物触手上的刺细胞。

纽虫(Nemertea) 动物的一个门,不分节的海洋蠕虫,都具有吻。

浅海(Neritic) 水深 200 m 以内的近海水域,覆盖着大陆架。

净光合作用(Net photosynthesis) 光合作用生产量减去呼吸消耗量。

净初级生产(Net primary production) 总初级生产中被转变为初级生产者自身的那部分初级生产,由此,被作为生长。

漂浮生物(Neuston) 栖息在表面水最顶层几个毫米处的生物。

新生氮(New nitrogen) 从真光带以外进入真光带的氮,特别是由上涌水进入的硝酸盐。

新生产(New production) 基于新生氮的光合作用生产。

硝化(Nitrification) 氨被氧化为硝酸盐和亚硝酸盐。

固氮(Nitrogen fixafion) 溶解的氮气,经由蓝细菌转变为有机氮化合物。

营养跃层(Nutricline) 营养盐浓度随水深快速增加的深度层。

营养盐(Nutrient) 主要用作初级生产者营养的任何无机或有机化合物或离子;如氮和磷化合物。

大洋的(Oceanic) 指 200 m 水深以外的离岸水。

齿鲸类(Odonticetes) 有齿的捕食性鲸类和海豚类。

寡盐的(Oligohaline) 通常指盐度小于 5 的低盐水。

寡营养的(Oligotrophic) 营养盐及生物生产力均低的海域。

杂食动物(Omnivore) 既摄食植物又捕食动物的动物。

蛇尾类(Ophiuroids) 由蛇尾组成的棘皮动物的一个纲。

机会种(Opportunistic species) 又称 r-选择种,个体相对较小,生长率高且寿命短,能产生许多后代,生活在环境承载力以下。

渗压调节(Osmoregulation) 在容许范围内,生物保持体内盐分和液体平衡的一套生理机制。

渗透(Osmosis) 水通过将两种不同溶质溶液浓度分离的半透膜的运动,导致半透膜两侧的水浓度

相等。

硬骨鱼类(Osteichthyes) 鱼类的一个纲,包括所有具有硬骨骼的鱼类。

介形类(Ostracods) 甲壳动物的一个纲,其特征是有两个瓣壳。

过捕 (Overfishing) 渔获量超过种群的生长和生殖所能提供(补充)的量。

最小含氧层(Oxygen minimum layer) 介于 400～800 m 水深之间的低含氧层。

光合活性辐射的缩写(PAR) 植物光合作用利用的介于 400～700 nm 之间的波长。

麻痹性贝毒(Paralytic shellfish poisoning,PSP) 由摄食含有岩贝毒素的贝类,而引起的一种时常是致命的麻痹症。它是由某些甲藻产生的一种神经毒素,通过贝类摄食这些有毒藻类而累积了这类毒素。

孤雌生殖(Parthenogenesis) 未经受精而生殖的后代。

斑块分布(Patchiness) 种群的一种空间分布格局,个体既非均匀也非随机分布,而呈现不同大小的斑状分布。

P/B 比(P/B ratio) 对一特定种来说,年生产量与年平均生物量之比;高比值指明高生产力的短命的生物(如浮游植物),低比值指明大型、生长缓慢的生物(如鱼)。

水层的(Pelagic) 指海洋的水体及生活其中的生物。

光细胞(Photocyte) 产生生物性光的细胞。

光抑制(Photoinhibition) 高的光强对光合作用产生的抑制。

发光器(Photophore) 发出生物性光的一种复杂的器官。

光合作用(Photosynthesis) 植物利用 CO_2,水和太阳能制造有机化合物的过程。

光合作用商(Photosynthetic quotient) 光合作用产生的 O_2 量(moles)与此过程吸收的 CO_2 量(moles)之比。

植物碎屑(Phytodetritus) 由浮游植物或底栖植物产生的非生命性的颗料物质。

浮游植物(Phytoplankton) 微型浮游植物;如硅藻、甲藻。

超微型浮游生物(Picoplankton) 大小在 0.2～2.0 μm 之间的浮游生物,多数为细菌。

鳍脚目(Pinnipedia) 海洋哺乳类的一个目,包括海豹,海狮和海象,它们都有 4 个游泳的鳍状肢。

浮游生物(Plankton) 生活在水体中的植物或动物,不能克服水流而主动游泳。

浮游性营养的幼虫(Planktotrophic larvae) 摄食浮游性食物(如:细菌、浮游植物)供其生长的季节性浮游幼虫。

漂浮生物(Pleuston) 被动地漂浮在海表面的生物,它们的身体部分地伸出于空气之中。

POC 颗粒性有机碳的缩写。

须腕动物门(Pogonophora) 海洋底栖蠕虫的一个门,它们缺少口和消化道。

变温动物(Poikilothermic) 不能调节体温的冷血动物。

极地(Polar) 北极或南极区。

多毛类(Polychaetes) 属于环节动物门、身体分节的一类海洋蠕虫;有些是浮游生活的,但大多数是底栖生活的。

水螅虫(Polyp) 群体腔肠动物(如水螅或珊瑚群体)的单一个体。

种群(Population) 栖息在同一地理区的同一种的所有个体。

种群密度(Population density) 一种群内单位面积(或单位水体内)内的个体数。

捕食(Predation) 一种动物摄食另一种动物的行为。

初级消费者(Primary consumers) 草食性动物。

初级生产者(Primary producers) 植物。

初级生产(Primary production) 单位水体或单位面积由无机物质合成有机物质的量。

原绿球藻(Prochlorophytes) 缺少细胞核,与蓝细菌相近、行光合作用的超微型生物。

生产量(Production) 被同化的那部分能量中转变成生物量的那部分能量。

生产率(Productivity)　生物生产一定数量有机物质的速率。

原生生物(Protists)　单细胞生物的总称，细胞有真正的核，包括硅藻、甲藻和原生动物。

原生动物(Protozoa)　单细胞动物。

翼足类(Pteropod)　具有两个游泳翼的终生浮游性螺类。

翼足类软泥(Pteropod ooze)　一种海底沉积物，其组成由来自翼足类或其他浮游贝壳的 $CaCO_3$ 占30%以上。

密度跃层(Pycnocline)　随水深海水密度快速改变的水层。

***r*－选择**(*r*－selection)　一种生活史图型，其特点是产生大量的后代，当出现新的适宜的生境时即行迁移；参看机会种。

放射虫(Radiolaria)　具有硅质骨骼和伪足的浮游原生动物。

放射虫软泥(Radiolarian ooze)　主要由放射虫骨骼形成的海底沉积物。

补充(Recruitment)　新(幼龄)个体补充到种群中。

赤潮(Red tide)　由某种微型藻(通常是甲藻，有些种可释放毒素)的高密度而致海水呈红色。

折射物质(Refractory materials)　不易分解的物质。

再生生产(Regenerated production)　基于真光层内再循环的氮而进行的光合作用生产。

状态转换(Regime shift)　由物理环境而导致的海洋生态系统或生物生产力的长期变化。

呼吸(Respiration)　所有生物体内进行的，由有机物质的分解而产生能量的一种代谢过程；它与光合作用相反，导致 CO_2 的释放。

休眠孢子(Resting spore)　由硅藻或甲藻形成的一种孢子，经过一段休眠期萌发成有生命的浮游细胞。

盐度(Salinity)　单位体积海水中溶解物质(盐类)的总量，g kg^{-1}(以前曾定义为千分比，ppt 或‰，因是无量纲数，故现今只报道数)。

纽鳃樽(Salps)　尾索动物门中桶状胶质的浮游动物。

盐沼(Saltmarsh)　扎根土壤中的挺生植物占优势的潮间带群落。

岩贝毒素(Saxitoxim)　一些甲藻种产生的各种神经毒素的总称。

海草(Seagrass)　生活于潮间带软底群落中的某些海洋有花植物的总称。

海峰(Seamount)　水下由海底隆起的隔离的山峰。

次级消费者(Secondary consumers)　食肉性动物。

次级生产(Secondary production)　由摄食的动物产生的有机物质量。

自我遮蔽(Selt-shading)　由浮游植物的数量增加而引起的光量的减少。

半日潮(Semidiurnal tide)　每个潮汐日具有两次高潮和两次低潮的潮汐。

固着(Sessile)　指永久性地附着于基底上。

硅质的(Siliceous)　含有二氧化硅的。

硅质鞭毛藻(Silicoflagellates)　硅质鞭毛藻，小型有鞭毛具硅质骨骼的单细胞浮游植物。

管水母(Siphonophores)　浮游的群体腔肠动物。

星虫(Sipuncula)　身体不分节的海洋蠕虫的一个门，大多数底栖生活。

海牛目(Sirenia)　草食性海洋哺乳类的一个目，包括海牛和儒艮。

种(Species)　独特的可以杂交的一群个体。

物种多样性(Species diversity)　一特定地域内的物种数；或将一定面积内的物种数和种的相对丰富度综合考虑的一种测量。

物种演替(Species succession)　由环境改变而引起的群落内物种相对丰度的连续变化。

扩展中心(Spreading centre)　新的海底形成所依托的那部分海域，即海底扩展中心。

大潮(Spring tides)　靠近新月和满月(朔、望)时，出现的潮汐，此时潮差最大。

现存量(Standing crop)　见 Standing stock。

现存量(Standing stock) 在特定时间的单位体积或单位面积内生物的生物量。

狭深性(Stenobathic) 只能耐受深度(压力)范围很窄的生物。

狭盐性(Stenohaline) 只能耐受盐度范围窄的生物。

狭温性(Stenothermic) 只能耐受温度范围窄的生物。

资源补充量理论(Stock/recruitment theory) 建立在成体鱼数量和预测的进入成体种群的幼龄鱼关系基础上的一种渔业管理理论。

潮下带(Sublittoral zone) 从低潮线伸展至大陆架外缘的底栖带。

基底(Substrate) 生物赖以生活或附着其上的一种固体表面;或形成生化反应基底的一种化合物或充作微生物的营养盐。

潮下带(Subtidal zone) 参见 Sublittoral zone。

潮上带(Supralittoral zone) 高潮线以上一条很窄的底栖带。

潮上带(Supratidal zone) 参看 Supralittoral zone。

食悬浮物(Suspension feeding) 借助过滤周围海水而获得颗粒性食物。

共生(Symbiosis) 两个互利种之间的生理上的密切联合。

异足虫(Tanaids) 一类小型海洋底栖甲壳类。

硬骨鱼(Teleosts) 具有硬骨骼的鱼类。

有壳翼足类(Thecosomes) 有成对的游泳翼和通常有一个钙质壳的终生浮游性螺类。

温跃层(Thermocline) 随水深的增加温度迅速发生变化的一层。

潮差(Tidal range) 连续高潮和低潮之间的高度差。

潮汐(Tide) 由于太阳和月亮对旋转地球的地心引力,而引起的海平面周期性的涨落。

砂壳纤毛虫(Tintinnids) 营浮游生活的纤毛虫原生动物,具有蛋白质的外壳。

顶级捕食者(Top－level predators) 除人类以外,没有自然捕食者的动物。

转换效率(Transfer efficiency) 一个营养级的年生产量与前一个(较低一个)营养级的年生产量之比;系两个营养级之间能量转移效率的测量。

海沟(Trench) 6000m 以下、窄且两侧相对陡峭的海底的下陷。

担轮幼虫(Trochophore) 多毛类和某些软体动物自由生活的幼虫阶段,其特征是围绕身体有数条纤毛带。

营养级(Trophic level) 一种生物在食物链或食物网中占据的位置;如初级生产者(植物);初级消费者(草食性动物);次级消费者(肉食动物)等等。

海鞘(Tunicates) 属于脊索动物门的一类固着底栖动物。

浊度(Turbidity) 由于悬浮颗粒的存在,减少了水的可见度。

湍流(Turbulence) 海水的物理混合。

紫外光(Ultraviolet) 波长小于 380 nm 不可见光幅射。

上涌流(Upwelling) 海底富营养盐的海水向海表面的涌升。

面盘幼虫(Veliger) 软体动物的自由生活的幼虫阶段。

长管艳虫(Vestimentifera) 与须腕动物相近的一类底栖海洋蠕虫,独特地分布在深海的热液口和冷渗处。

可见光谱(Visible spectrum) 辐射光的可见部分,波长大约在 400～700 nm 之间。

暖心环(Warm core ring)) 一种旋转的水体,温度相对稍高但生产力低。

暖水团(Warm water mass) 大体积的海水,具有共同的起源和独特的温、盐和密度特征。

衣笠虫(Xenophyophoria) 大型单细胞底栖原生生物。

蚤状幼虫(Zoea) 十足目甲壳类浮游幼虫阶段,外骨骼具有特有的棘刺。

成带现象(Zonation) 潮间带区独特的植物和动物群落,呈平行带状分布。

底栖动物(Zoobenthos) 底栖生活的动物。

动鞭毛虫(Zooflagellates)　无色、异养、有鞭毛的原生生物。

浮游动物(Zooplankton)　浮游生活的动物。

虫黄藻(Zooxanthellae)　行光合作用的微型生物，通常是甲藻，生活在生物的组织内(如珊瑚和软体动物体内)营共生生活。